Biologie et écologie du blaireau européen (*Meles meles*) dans une population de faible densité (Broye, Suisse)

Emmanuel Do Linh San

Thèse présentée à la
Faculté des Sciences de l'Université de
Neuchâtel pour l'obtention du grade de
Docteur ès Sciences - 2004

Errata

p. 116, dernier paragraphe, 2ème ligne : lire **"(n = 190)"** et non **"(n = 75)"**

p. 252, 2ème paragraphe, 17ème ligne : lire **"à seulement 31%"** et non **"à seulement 331"**

p. 253, 2ème paragraphe, 1ère ligne : lire **"moyenne: 115 ha"** et non **"moyenne, 115 ha"**

p. 261-264 : lire **"Dr"** et non **"Dr."**

Th. 1776

Biologie et écologie du blaireau européen (*Meles meles*) dans une population de faible densité (Broye, Suisse)

Do Linh San, E. (2004). *Biologie et écologie du blaireau européen (Meles meles) dans une population de faible densité (Broye, Suisse)*. Thèse de doctorat, Université de Neuchâtel (Suisse), 310 p.

Do Linh San, E. (2004). *Biology and ecology of the European badger (Meles meles) in a low density population (Broye, Switzerland)*. D.Phil. Thesis, University of Neuchâtel (Switzerland), 310 p.

© Copyright by Emmanuel Do Linh San, Neuchâtel (Suisse).

Illustrations de couverture: Emmanuel Do Linh San.

Sauf mention particulière, toutes les photographies sont de l'auteur.

Biologie et écologie du blaireau européen (*Meles meles*) dans une population de faible densité (Broye, Suisse)

par

Emmanuel Do Linh San

Diplômé EPFZ en Sciences naturelles (Biologie)

Thèse présentée à la Faculté des Sciences de l'Université de Neuchâtel pour l'obtention du grade de Docteur ès Sciences

Date de la soutenance de thèse : 28 mai 2004

Date de la présentation publique : 18 juin 2004

IMPRIMATUR POUR LA THESE

Biologie et écologie du blaireau européen (*Meles meles*) dans une population de faible densité (Broye, Suisse)

M. Emmanuel DO LINH SAN

UNIVERSITE DE NEUCHATEL

FACULTE DES SCIENCES

La Faculté des sciences de l'Université de Neuchâtel, sur le rapport des membres du jury

MM. C. Mermod (directeur de thèse),
L.-F. Bersier, P. Lüps (Berne),
C. Biancardi (Milan I) et
L. Schley (Luxembourg)

autorise l'impression de la présente thèse.

Neuchâtel, le 20 juillet 2004

Pour le décanat:

Prof. A. Kalt

A mes Parents,
qui m'ont ouvert
le chemin…

TABLE DES MATIÈRES

1. INTRODUCTION 11

1.1. Position systématique et distribution ... 13

1.1.1. Le blaireau et la famille des Mustélidés ... 13

1.1.2. Répartition géographique et effectifs du blaireau en Europe ... 14

1.1.3. Sous-espèces ... 15

1.2. État des connaissances ... 16

1.2.1. Une grande plasticité écologique et sociale ... 16

1.2.2. Le blaireau en Suisse ... 17

1.3. Buts du travail ... 21

1.4. Rédaction et structure de la thèse ... 22

2. TERRAIN D'ÉTUDE 23

2.1. Situation géographique ... 25

2.2. Structures paysagères et climat ... 26

3. HABITAT, TERRIERS ET LATRINES 29

3.1. Introduction ... 31

3.2. Matériel et méthodes ... 33

3.2.1. Recensement et classification des terriers ... 33

3.2.2. Caractéristiques des terriers et sélection de l'habitat ... 34

3.2.3. Tournées des terriers et récoltes d'indices ... 36

3.2.4. Recensement et caractéristiques des latrines ... 42

3.2.5. Analyses statistiques ... 44

3.3. Résultats ... 45

3.3.1. Densité, distribution et types de terriers ... 45

3.3.2. Caractéristiques des terriers et sélection de l'habitat ... 48

3.3.3. Utilisation des terriers basée sur la présence d'indices ... 64

3.3.4. Fréquence et intensité des indices au fil de l'année ... 76

3.3.5. Sélection de l'emplacement des latrines ... 91

3.4. Discussion ... 92

3.4.1. Densité, distribution et types de terriers ... 92

3.4.2. Caractéristiques des terriers et sélection de l'habitat 95
3.4.3. Utilisation des terriers basée sur la présence d'indices 98
3.4.4. Fréquence et intensité des indices au fil de l'année 100
3.4.5. Sélection de l'emplacement des latrines 102

4. MORPHOMÉTRIE ET PARAMÈTRES DÉMOGRAPHIQUES 103

4.1. Introduction 105
4.2. Matériel et méthodes 105
4.2.1. Piégeage et collecte de cadavres 105
4.2.2. Examen des animaux et mesures morphopondérales 106
4.2.3. Préparation des crânes 108
4.2.4. Mensurations crâniennes 109
4.2.5. Détermination de l'âge 111
4.2.6. Sex ratio et dynamique de population 112
4.2.7. Analyses statistiques 114
4.3. Résultats 115
4.3.1. Cadavres et causes de mortalité 115
4.3.2. Caractéristiques morphopondérales 115
4.3.3. Mensurations crâniennes 119
4.3.4. Sex-ratio 120
4.3.5. Structure d'âge 120
4.3.6. Ectoparasites 121
4.3.7. Reproduction 123
4.3.8. Mortalité 126
4.3.9. Densité et dynamique de population 130
4.4. Discussion 132
4.4.1. Variations pondérales et dimorphisme sexuel 132
4.4.2. Sex-ratio 134
4.4.3. Structure d'âge 134
4.4.4. Taux d'infestation et charges parasitaires 135
4.4.5. Reproduction 136
4.4.6. Mortalité routière 139
4.4.7. Densité et dynamique de population 139

5. RYTHMES D'ACTIVITÉ ET ORGANISATION SOCIO-SPATIALE 141
5.1. Introduction 143
5.2. Matériel et méthodes 145
5.2.1. Pièges et sessions de piégeage 145
5.2.2. Anesthésie et lâcher 149
5.2.3. Poids, sexe, âge et mensurations corporelles 151
5.2.4. Marquage et prélèvements 152
5.2.5. Matériel de radio-pistage 154
5.2.6. Protocole de radio-pistage 157
5.2.7. Types d'activité 159
5.2.8. Détermination et analyse des domaines vitaux 160
5.2.9. Analyse des déplacements 163
5.2.10. Utilisation de l'habitat 163
5.2.11. Affûts et structure sociale 166
5.2.12. Paramètres déterminés et saisons considérées 167
5.2.13. Analyses statistiques 167
5.3. Résultats 169
5.3.1. Animaux capturés et succès de capture 169
5.3.2. Animaux suivis et efficacité des colliers-émetteurs 173
5.3.3. Activité 175
5.3.4. Grandeur et caractéristiques des domaines vitaux 182
5.3.5. Déplacements 190
5.3.6. Utilisation, types et distribution des gîtes de repos diurne 191
5.3.7. Utilisation de l'habitat et de l'espace 197
5.3.8. Structure sociale 204
5.3.9. Mouvements inter-groupes 208
5.3.10. Influence de l'âge et des conditions météorologiques 213
5.4. Discussion 214
5.4.1. Animaux capturés et succès de capture 214
5.4.2. Animaux suivis et efficacité des colliers-émetteurs 216
5.4.3. Activité 217
5.4.4. Grandeur et caractéristiques des domaines vitaux 220
5.4.5. Déplacements 221

5.4.6. Utilisation des terriers et des gîtes en surface 222
5.4.7. Utilisation de l'habitat et de l'espace 223
5.4.8. Structure sociale 224
5.4.9. Mouvements inter-groupes 227

6. UNE APPROCHE INTÉGRATIVE DU COMPORTEMENT SOCIO-SPATIAL DU BLAIREAU 231

6.1. Introduction 233
6.2. Les éléments d'un bon modèle explicatif 233
6.3. Les causes ultimes de la vie en groupe 234
6.4. Raisons de la territorialité chez le blaireau 235
6.5. Les modèles actuels et leurs limites 236
6.6. Une approche intégrative 241
6.6.1. Postulats 241
6.6.2. Cadre écologique et physiologique 241
6.6.3. Quelques prédictions 246
6.6.4. Évaluation préliminaire du modèle synthétique 246

7. RÉSUMÉ - SUMMARY 249

7.1. Résumé 251
7.2. Summary 255

8. REMERCIEMENTS 259

9. BIBLIOGRAPHIE 265

10. PUBLICATIONS, CONGRÈS ET CONFÉRENCES 287

10.1. Publications 289
10.2. Congrès 289
10.3. Conférences 290

11. ANNEXES 291

Statistiques descriptives des terriers 293
Statistiques descriptives des latrines 301
Statistiques descriptives des caractéristiques morphopondérales 303
Statistiques descriptives des caractéristiques crâniométriques 309

1. Introduction

1.1. POSITION SYSTÉMATIQUE ET DISTRIBUTION

1.1.1. Le blaireau et la famille des Mustélidés

Avec ses 85 à 110 cm de long (dont 15 à 20 cm pour la queue) et ses 30 cm au garrot pour un poids de 10 à 15 kg, le blaireau européen est le plus grand mustélidé d'Europe centrale. Seul le glouton (*Gulo gulo*) possède des dimensions supérieures, mais cette espèce n'est présente que dans le nord du continent. D'aspect lourdaud et court sur pattes, le blaireau se distingue par son masque facial très contrasté (deux bandes noires sur un fond blanc) et sa fourrure argentée.

Le blaireau est classé par les systématiciens dans l'ordre des Carnivores, au même titre que l'ours brun (*Ursus arctos*), le renard (*Vulpes vulpes*), le lynx (*Lynx lynx*) ou encore nos chiens (*Canis familiaris*) et chats (*Felis catus*) domestiques. Il appartient plus précisément à la famille des Mustélidés qui compte 25 genres et 65 espèces de par le monde (Vaughan *et al.* 2000). Ces animaux possèdent à vrai dire une exceptionnelle faculté d'adaptation qui leur a permis de conquérir une grande variété d'habitats. On ne dénote leur absence qu'en Antarctique, à Madagascar, en Nouvelle Guinée, en Australie, ainsi que dans la plupart des îles océaniques et arctiques. La famille est toutefois représentée en Islande (vison américain) et en Nouvelle-Zélande (putois, hermine, belette) suite à des introductions anthropogéniques (King 1989a).

Les Mustélidés sont des Carnivores relativement primitifs de taille petite à moyenne (Stubbe 1993). Ils présentent généralement un dimorphisme sexuel prononcé, les mâles étant plus grands et plus lourds que les femelles. Bien qu'ils puissent différer par leur coloration et leur mode de vie, ces animaux se distinguent souvent par un corps allongé (mais les blaireaux et le glouton ont un corps trapu), des pattes courtes et une queue touffue relativement longue et large. Leurs petites oreilles sont arrondies ou pointues. Mais ce qui les caractérise par dessus tout, c'est la possession d'une paire de glandes anales aux sécrétions très odorantes dont les fonctions sont la délimitation du territoire et le marquage mutuel des individus. Aussi leur sens de l'odorat est fortement développé. Chez les moufettes, le zorille et d'autres espèces, les sécrétions anales, qui peuvent être projetées à plus d'un mètre du corps, fonctionnent également comme moyen de défense (odeur nauséabonde). Les différentes espèces peuvent être semi-plantigrades ou plantigrades. Les pattes antérieures et postérieures sont toujours composées de cinq doigts. Ceux-ci sont terminés par des griffes non rétractiles, contrairement à celles des Félidés (lion, panthère, etc.). Elles sont particuliérement développées chez les espèces fouisseuses comme les blaireaux.

On rencontre chez les Mustélidés aussi bien des espèces terrestres, semi-aquatiques, aquatiques ou semi-arboricoles. La plupart d'entre elles mènent une vie solitaire, mâles et femelles ne se rencontrant que lors de la période de reproduction. Souvent, le territoire des mâles englobe celui de plusieurs femelles. La majorité des espèces sont nocturnes ou crépusculaires, mais quelques-unes sont également actives de jour (hermine, belette). Bien qu'elles possèdent toutes une dentition typique de Carnivores avec des canines pointues et des carnassiéres développées (formule dentaire 13/3-2,

C1/1, PM4-2/4-2, M1/2-1), leur régime alimentaire peut être aussi insectivore ou omnivore. Les femelles ne connaissent généralement qu'un œstrus et une mise bas par année, et le phénomène d'ovo-implantation différée est très répandu. La gestation « réelle » est comprise entre 30 et 65 jours. Les jeunes, dont le nombre peut varier de 1 à 13 suivant les espèces, naissent aveugles et nus (ou recouverts d'un léger duvet chez la loutre de mer *Enhydra lutris*).

En Europe, le blaireau n'est de loin pas le seul représentant de la famille des Mustélidés, puisqu'elle y compte encore 11 autres espèces: la fouine (*Martes foina*), la martre (*Martes martes*), le putois commun (*Mustela putorius*), le putois des steppes (*Mustela eversmanni*), le putois marbré (*Mustela peregusna*), la belette (*Mustela nivalis*), l'hermine (*Mustela erminea*), le vison d'Europe (*Mustela lutreola*), le vison d'Amérique (*Mustela vison*), la loutre (*Lutra lutra*) et le glouton (*Gulo gulo*).

Outre notre blaireau européen, qui, malgré son nom, est également présent en Asie (d'où son appellation plus correcte de blaireau eurasien), il existe encore 7 autres espèces de blaireaux au sein de la sous-famille des Mélinés (Fig. 1.1). Le blaireau américain (*Taxidea taxus*) est la seule espèce à vivre dans le Nouveau Monde. Quant aux autres espèces, on ne les trouve que dans le Sud-Est asiatique: il s'agit des blaireaux-furets (3 espèces du genre *Melogale*), des blaireaux-puants (*Mydaus javanensis* et *Suillotaxus marchei*) et du blaireau à collier (*Arctonyx collaris*). Le ratel (*Mellivora capensis*), un proche parent des blaireaux qui vit en Afrique et au Moyen-Orient, appartient quant à lui à la sous-famille des Mellivorinés.

1.1.2. Répartition géographique et effectifs du blaireau en Europe

Le blaireau est une espèce propre à la région paléarctique. Son aire de distribution couvre une large bande qui s'étend à travers l'Europe et l'Asie, de l'Irlande à l'Ouest jusqu'au Japon à l'Est, et de la Scandinavie au Nord jusqu'à la hauteur de Hong Kong au Sud (Fig. 1.1). La vaste répartition de l'espèce en Eurasie implique une grande faculté d'adaptation à des conditions écologiques diverses. Pour autant que l'animal trouve de quoi se nourrir ainsi que des conditions adéquates pour creuser son terrier, les forêts caducifoliées, mixtes et boréales, les plaines, les montagnes, mais aussi les régions méditerranéennes ou les steppes peuvent constituer son milieu de vie.

En Europe, on trouve l'espèce partout où les conditions le permettent, à l'exception des zones de haute altitude (dans les Alpes, la limite se situe vers 2'000 m d'altitude), de l'Islande, ainsi que du nord de la Russie et de la Scandinavie. Néanmoins, en Norvège, on constate une extension vers le nord depuis les années 1950 (record: 67° N). En Méditerranée, l'animal est absent de la Corse, de la Sardaigne, de la Sicile et des Baléares, mais habite les îles de Crête et de Rhodes, où il a peut-être été introduit par l'Homme (V. Vigne *in* Griffiths et Thomas 1998). Sa présence a également été signalée sur quelques îles Égéennes (Tinos, et probablement Siphnos et Andros).

En Asie, la limite méridionale de son aire de répartition est constituée par la Turquie, Israël, la Jordanie, le nord de l'Arabie Saoudite, l'Iraq, l'Iran (où on a pu l'apercevoir à une altitude de 2'200 m), l'Afghanistan et la chaîne de l'Himalaya. Au Nord, la frontière s'étend du cours moyen de l'Ob jusqu'à l'embouchure de l'Amour. Le blaireau est présent en Corée et dans toute la Chine, à l'exception des zones de haute montagne à l'Ouest et des régions situées plus au Sud de Hong Kong. Au Japon, il habite toutes les îles, à l'exception d'Hokkaïdo.

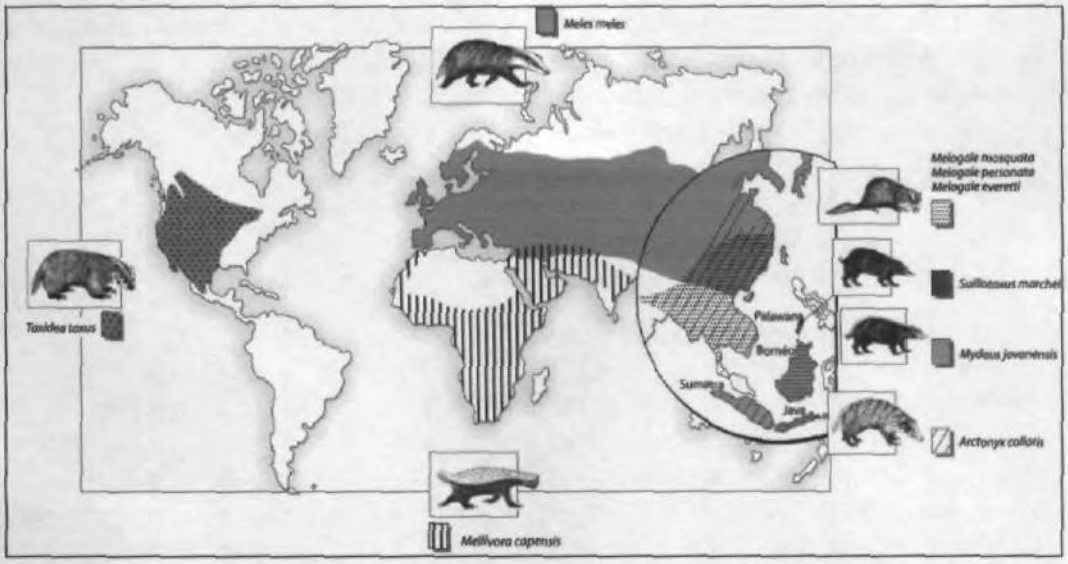


Figure 1.1. Répartition mondiale des espèces de blaireaux. La distribution du blaireau européen (*Meles meles*) s'étend longitudinalement de l'Irlande au Japon. *Tiré de Do Linh San (2002d).*

La population européenne de blaireaux s'élèverait à plus de 1'500'000 individus (Griffiths 1991, 1993b, Griffiths et Thomas 1998). La Grande-Bretagne en dénombre au minimum 320'000 et l'Irlande 250'000 (Wilson *et al.* 1997). Un autre sixième est largement comblé par le Danemark (25'000) et les pays scandinaves: Suède (185'000), Finlande (40'000) et Norvège (effectif inconnu). Les derniers 40 à 50% sont dispersés sur le reste de l'Europe. Ces chiffres doivent cependant être relativisés, car il est probable qu'ils soient largement sous-estimés.

1.1.3. Sous-espèces

Le blaireau eurasien a développé au sein de sa vaste aire de répartition des adaptations aux conditions locales; les individus des différentes populations peuvent ainsi présenter des variations de couleur, de taille ou de légères divergences des caractères

dentaires et squelettiques. On dénombre actuellement un maximum de 23 sous-espèces, dont 5 pour l'Europe (Long et Killingley 1983):

- *Meles meles meles* Linnaeus, 1758 (Europe occidentale, orientale et septentrionale)
- *Meles meles marianensis* Graells, 1897 (Péninsule ibérique)
- *Meles meles arcalus* Miller, 1907 (Crète)
- *Meles meles rhodius* Festa, 1914 (Rhodes)
- *Meles meles danicus* Degerböl, 1933 (Danemark)

La sous-espèce présente en Suisse et dans les pays limitrophes, et qui fait l'objet de cette étude, est *Meles m. meles*. On trouve éventuellement *Meles m. marianensis* dans le sud de la France. Peuplant en premier lieu l'Espagne et le Portugal, cette sous-espèce se distingue de sa voisine d'Europe centrale et du Nord par la coloration plus pâle de son pelage et un poids moyen inférieur (Revilla *et al.* 1999).

1.2. ÉTAT DES CONNAISSANCES

1.2.1. Une grande plasticité écologique et sociale

Animal crépusculaire et nocturne, le blaireau passe la journée dans des terriers profonds et complexes qu'il creuse dans une grande variété d'habitats à l'aide de ses pattes courtes et puissantes, et de ses longues griffes non rétractiles (Neal et Cheeseman 1996). De nuit, son activité à l'extérieur du terrier se concentre sur la recherche et la prise de nourriture (Kruuk 1978b). Omnivore opportuniste, ce mustélidé sait répondre à merveille aux différentes conditions écologiques rencontrées dans sa vaste aire de répartition en adaptant son comportement de fourragement à la disponibilité, l'accessibilité et la profitabilité des ressources alimentaires (Lambert 1990, Roper 1994). Ainsi, suivant les régions, son régime peut aussi bien être dominé par des vers de terre (Grande-Bretagne: Kruuk 1978b, Kruuk et Parish 1981; Scandinavie: Skoog 1970), des fruits et des insectes (Italie: Biancardi *et al.* 1995, Boesi et Biancardi 2002, Marassi et Biancardi 2002b; Portugal: Rosalino 2004), des lapins de garenne (Espagne: Martín *et al.* 1995, Revilla et Palomares 2002a) ou encore des céréales (Suisse: Ferrari 1997, Fischer 1997).

Le blaireau étonne également par la grande plasticité présentée dans son organisation socio-spatiale (Woodroffe et Macdonald 1992, 1993, Do Linh San 2002a, 2004). Diverses études réalisées ces vingt dernières années sur l'éco-éthologie du blaireau ont en effet montré que l'espèce pouvait vivre aussi bien de façon solitaire, qu'en couple ou en groupe (Pigozzi 1987, Martín-Franquelo et Delibes 1985, Rogers *et al.* 1997b). La taille des domaines vitaux est très variable et il existe des différences au niveau de l'intensité avec laquelle les animaux défendent ces espaces en tant que territoires (Kruuk 1978a, Harris 1982, Kruuk et Parish 1987, Cheeseman *et al.* 1987). Les blaireaux ont été définis par Kruuk (1989) comme socialement primitifs, car les individus vivant en groupe exhibent peu des interactions sociales complexes observées

Tableau 1.1. Causes de la mort des animaux péris en Suisse durant la période 1992-2002 (exception faite des animaux tirés lors de la chasse). *Données tirées de la Statistique suisse de la chasse (OFEFP 2003).*

ANNÉE	Age, maladie	Circulation routière	Trafic ferroviaire	Autres accidents	Blessures par balles	Tués par les chiens
1992	96	1'349	119	29	18	1
1993	150	1'519	136	34	21	4
1994	103	1'714	151	24	135	6
1995	56	1'464	94	17	116	8
1996	111	1'630	123	28	63	3
1997	70	1'505	115	58	39	5
1998	74	1'746	134	39	19	17
1999	99	1'941	164	42	17	6
2000	93	1'611	161	24	22	6
2001	95	2'024	139	17	30	3
2002	135	1'850	342	31	25	1
Moyenne	98	1'668	153	31	46	5

ANNÉE	Pesticides et poisons	Machines agricoles	Proies de Lynx	Autres causes	Tirs de gestion	TOTAL
1992	1	6	0	219	–	**1'863**
1993	3	9	1	312	–	**2'189**
1994	0	11	0	289	–	**2'433**
1995	6	4	0	579	–	**2'344**
1996	4	3	4	513	0	**2'482**
1997	2	2	7	491	126	**2'420**
1998	4	5	0	285	109	**2'432**
1999	0	17	0	280	244	**2'810**
2000	1	10	0	264	175	**2'367**
2001	2	7	0	271	275	**2'863**
2002	1	16	0	249	215	**2'865**
Moyenne	2	8	1	341	163	**2'461**

Dès la fin des années 1960, les populations de blaireaux de plusieurs pays ont été mises en danger dans le cadre des campagnes de lutte contre la rage (France: Bourand 1989, Belgique: Anrys et Libois 1982, Ryelandt 1972). En Suisse, le blaireau n'a pas été épargné. Le gazage systématique des terriers a même entraîné la disparition de l'espèce dans certaines régions (Iff 1974). Depuis le début des années 1980, il semble cependant que les populations se rétablissent peu à peu, suite à l'éradication presque totale de la rage dans notre pays (Griffiths et Thomas 1993a). De telles fluctuations peuvent être extrapolées à partir des données de la statistique fédérale de la chasse (Fig. 1.4), la pression de chasse étant considérée comme constante.

A l'heure actuelle, l'effectif du blaireau en Suisse et les densités régionales sont encore mal connues (Ferrari et Fischer 1996). D'après Griffiths et Thomas (1993), il y aurait quelques 7'500 animaux sur le territoire helvétique. Ce chiffre semble cependant fortement sous-estimé, comme le suggère le nombre moyen de blaireaux tirés ou trouvés morts chaque année dans notre pays pour la période 1992-2002 (en moyenne 5'015 animaux). Un recensement complet des terriers, tel que cela s'est/se fait dans d'autres pays (Pays-Bas: Wiertz et Vink 1986, Vink 1993; Grande-Bretagne: Clements *et al.* 1998; Irlande: Smal 1993; Luxembourg: Schley *et al.* 2004), livrerait des informations plus précises à ce sujet. Le blaireau n'est pas menacé sur le territoire helvétique, mais il est probable que la mortalité routière puisse limiter localement la densité des animaux.

Facteurs humains entrant dans la régulation des populations

Autrefois, le blaireau était chassé pour les nombreux profits que l'homme pouvait en retirer. Sa viande était consommée sous diverses formes; on confectionnait des manteaux avec sa fourrure, des médicaments avec sa graisse et, naturellement, des pinceaux et des brosses à raser avec ses poils (Griffiths 1993). De nos jours, en Suisse, la chasse joue encore un rôle important dans la régulation de l'espèce (Fig. 1.4), mais l'on chasse plus par sport que par intérêt économique.

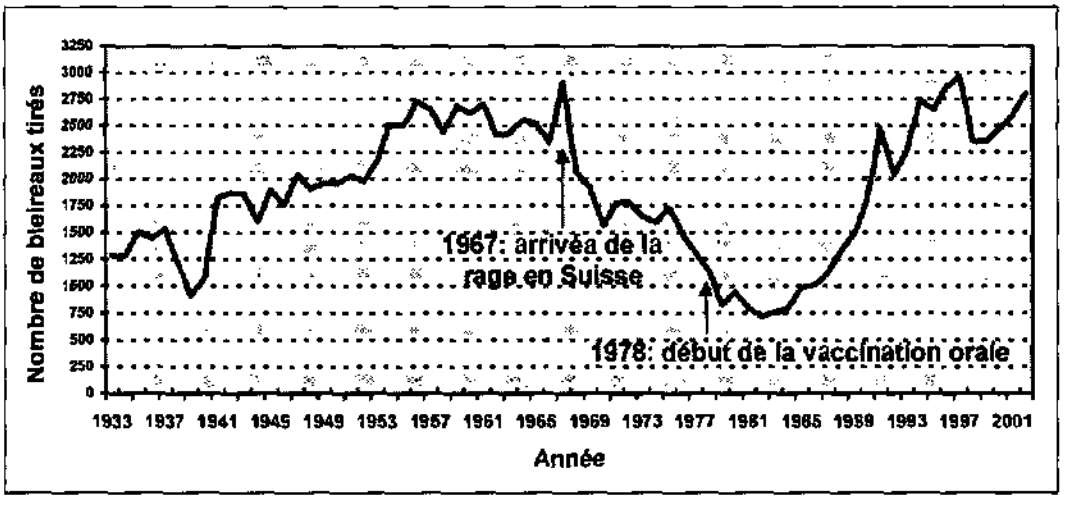


Figure 1.4. Nombre de blaireaux tirés en Suisse pour la période 1933-2002. On remarquera la diminution continuelle des animaux tués à partir de 1967 (date d'arrivée de la rage en Suisse), ainsi que l'augmentation dès 1983 (5 années après le début de la campagne de vaccination orale contre la rage). *Données tirées de la Statistique suisse de la chasse (OFEFP 2003).*

Comme dans de nombreux pays (Griffiths et Thomas 1998), le trafic routier et ferroviaire est un facteur de mortalité non négligeable en Suisse: en moyenne, 1'600 à 1'700 blaireaux sont tués chaque année dans notre pays (Tabl. 1.1), ce qui ne représente pas moins de 30 à 35% des pertes globales recensées.

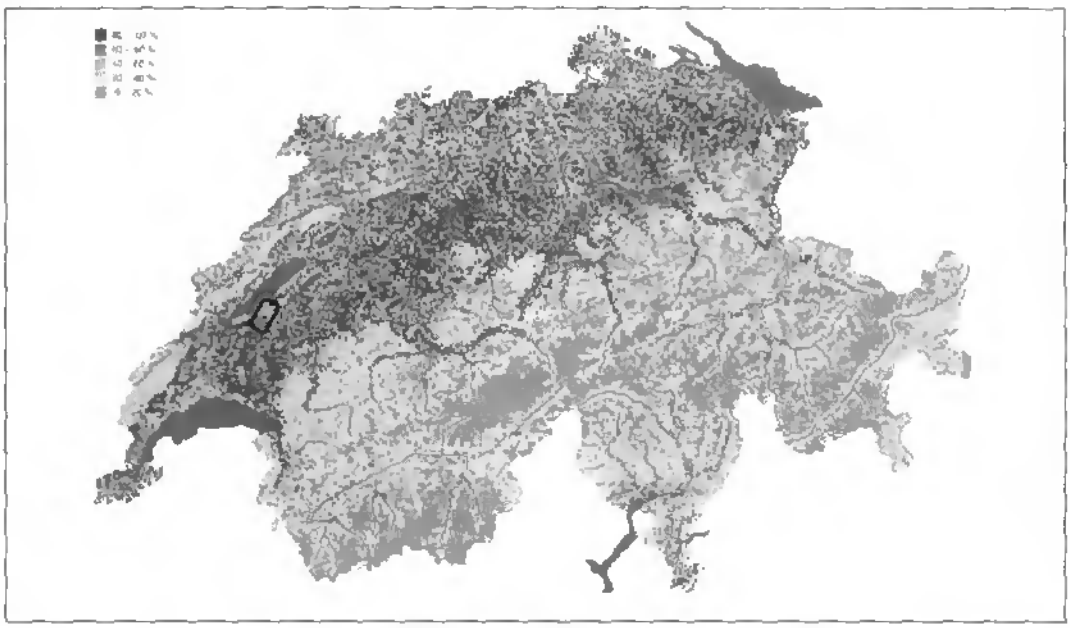


Figure 1.2. Domaine potentiel du blaireau (*Meles meles*) en Suisse. Plus les zones sont foncées, plus la présence de cette espèce est attendue/probable – c'est à dire avant tout dans les zones de plaine et de moyenne altitude. La région (Broye) concernée par la présente étude est entourée. *Complété d'après Hausser (1995).*

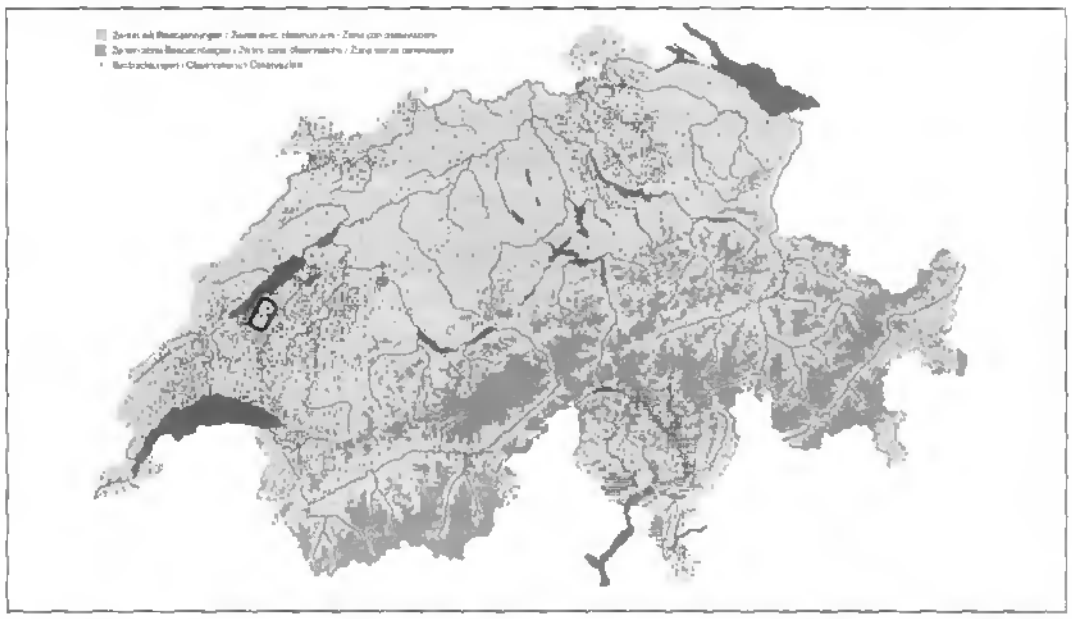


Figure 1.3. Répartition du blaireau (*Meles meles*) en Suisse. La carte a été établie sur la base de données postérieures à 1974, soit un total de 3513 observations (= points noirs), réparties sur 2'859 km^2. La région (Broye) concernée par la présente étude est entourée. *Complété d'après Hausser (1995).*

chez les Canidés, les Félidés et les Viverridés sociaux (Macdonald 1983). Bien que les membres du groupe partagent un terrier, pratiquent le toilettage mutuel (Neal et Cheeseman 1996), jouent entre eux (Kruuk 1989), et peuvent exhiber des soins alloparentaux (Woodroffe 1993), ils recherchent leur nourriture seuls, un comportement qui pourrait bien correspondre à un vestige d'une vie solitaire récente (Kruuk 1989).

Une telle variabilité présente évidemment un double intérêt pour les biologistes. D'un point de vue écologique, il s'agit de cerner quels facteurs influencent de façon significative l'organisation sociale et spatiale de l'espèce. Des recherches dans ce sens ont révélé que la disponibilité alimentaire et la structure de l'habitat jouaient un rôle important dans cette problématique. Ainsi Kruuk (1978b) suggère que l'organisation sociale est déterminée par la répartition spatio-temporelle des parcelles alimentaires. Doncaster & Woodroffe (1993) ont montré que la distribution des terriers et des sites propices à leur construction pouvait déterminer la taille des territoires. Pour Cresswell & Harris (1988a), l'organisation sociale des blaireaux est moins stable et les animaux sont moins territoriaux lorsque la densité de population diminue et/ou lorsque, dans un habitat hétérogène, la disponibilité des resources alimentaires est difficilement prévisible.

D'un point de vue évolutif, l'espèce est hautement intéressante. La vie de groupe étant rare chez les Mustélidés (Powell 1979, Macdonald 1992), les différents types d'organisation sociale adoptés par le blaireau pourraient bien correspondre aux étapes successives menant de la vie asociale à la socialité, telle qu'on peut l'observer actuellement chez plusieurs espèces de Carnivores (Gittleman 1989). C'est pourquoi les recherches menées récemment sur le blaireau ont alimenté les discussions ayant trait aux raisons de la socialité chez cette espèce (Woodroffe et Macdonald 1993, Stewart *et al.* 1997, Johnson *et al.* 2000, 2001a, 2001b, 2001c, 2002a, 2002b, Do Linh San 2002a, 2004), ainsi que chez les Carnivores en général (Macdonald 1983, von Schantz 1984, Kruuk et Macdonald 1985, Carr et Macdonald 1986, Macdonald et Carr 1989, Lindström 1986).

1.2.2. Le Blaireau en Suisse

Répartition et effectifs

D'après Graf (1995), le Blaireau occupe toute la Suisse jusqu'à 2'000 m d'altitude, l'absence de forêts, de prairies et de surfaces agricoles fonctionnant comme facteurs limitants. Les villes et les zones urbanisées ne sont pas colonisées. Toutefois, avec l'expansion des grandes villes au détriment des campagnes avoisinantes, certains terriers se situent actuellement en zone périurbaine (Zurich, Genève). En ce qui concerne la distribution de l'animal, les données les plus fiables sont fournies par l'*Atlas des mammifères de la Suisse* (Hausser 1995). Les cartes réalisées (Fig. 1.2 et 1.3) se basent sur des observations d'animaux récoltées depuis 1974.

Conflits entre le blaireau et l'homme en zone agricole

Le blaireau peut entrer en conflit avec les intérêts de l'homme lorsqu'il s'agit de choisir un emplacement pour construire son terrier et de rechercher sa nourriture (Lüps 1988). Ceci peut parfois conduire, selon la loi, à l'élimination des animaux nuisibles par les gardes-chasse concernés. Bien que plusieurs agriculteurs (comm. pers.: Jura, Zurich, Vaud, Fribourg) ne se plaignent pas outre mesure de l'animal, le blaireau peut parfois occasionner localement de gros dégâts dans les cultures céréalières (Wilson 1993, Roper *et al.* 1995, Schley 2000) et/ou maraîchères. Certains cantons, dont celui de Vaud, allouent d'ailleurs des compensations aux exploitants lésés (P. Henrioux, comm. pers.). Pour ce qui est des activités de terrassement en bordure de champs, et qui génèrent ainsi un danger d'effondrement du sol lors du passage des machines agricoles, les paysans tentent généralement de boucher les galeries avec divers matériaux. Ces mesures ne sont toutefois pas vraiment effectives, car les blaireaux ont tôt fait de dégager les sorties ou d'en ménager de nouvelles non loin de là (obs. pers.).

Études universitaires sur le blaireau

A notre connaissance, la première étude universitaire réalisée en Suisse sur le blaireau s'est déroulée dans les cantons de Soleure et de Bâle. Il s'agit d'un travail de licence qui traitait du régime alimentaire de l'animal (Born 1974). Des études similaires ont par la suite été effectuées par Kistler et Misteli (1984) dans les environs de Berne, par Monnier (1993), Weber et Aubry (1994), Fischer (1997) et Ferrari (1997) dans le canton de Neuchâtel, par Cortat (1999) au Tessin et finalement par Minder (1999) près de Zurich. D'autres travaux axés sur l'offre alimentaire ont également été réalisés dans la région zurichoise: Do Linh San (1997), Krapf (1997), Nabulon (1998) et Schmid (1999). Les caractéristiques des terriers et/ou la sélection de l'habitat ont été étudiées par Monnier (1993), Good (1997), Do Linh San (1997) et Cortat (1999). Graf (1979) s'est quant à lui penché sur divers aspects morphologiques et physiologiques.

Outre le projet présenté ici, seules trois thèses de doctorat – nécessitant entre autre l'utilisation de la radiotélémétrie – ont été réalisées sur l'éco-éthologie du Blaireau: Graf (1988), Ferrari (1997) et Hindenlang (en prép.). Toutes trois ont été menées dans des populations de faible densité. Pour être complet, nous ajouterons que Sell (1998) a étudié l'évolution des rythmes d'activité et du comportement spatio-temporel des jeunes blaireaux.

1.3. BUTS DU TRAVAIL

Bien que le blaireau ait fait l'objet de nombreuses recherches, une grande majorité d'entre elles ont été conduites dans les îles britanniques où les blaireaux présentent de fortes densités et vivent en larges groupes (Neal et Cheeseman 1996). Au vu de l'extrême plasticité montrée par ce mustélidé, il nous a semblé important de contribuer à une meilleure connaissance de la biologie et de l'écologie du blaireau sur le

continent, où les populations sont généralement caractérisées par de faibles densités. De manière plus spécifique, nous nous avons ainsi cherché à:

- déterminer les préférences du blaireau en matière d'habitat;
- définir la densité, les caractéristiques et le patron annuel d'utilisation des terriers utilisés par les blaireaux et les renards;
- déterminer les caractéristiques écologiques des latrines;
- définir les caractéristiques morphopondérales et crâniométriques des animaux;
- déterminer les paramètres démographiques de la population étudiée;
- déterminer les rythmes d'activité et l'organisation sociale et spatiale du blaireau dans la Broye;
- développer un modèle synthétique conceptuel expliquant les variations socio-spatiales chez cette espèce.

Pour atteindre ces objectifs, nous avons employé des techniques aussi variées que la prise de données écologiques et la récolte d'indices aux terriers, la collecte et l'analyse de cadavres, ainsi que le piégeage et le suivi des blaireaux par radio-pistage. Nous avons également effectué une revue aussi large que possible de la littérature.

1.4. RÉDACTION ET STRUCTURE DE LA THÈSE

Le texte de ce travail de thèse a été en partie élaboré à partir de travaux de synthèse et d'articles scientifiques déjà publiés (voir Chap. 10.1), et qui exposaient des résultats préliminaires récoltés entre juillet 1999 et avril 2002. Il a toutefois été modifié et élargi afin d'y incorporer les résultats obtenus entre mai 2002 et juillet 2003, des analyses statistiques détaillées et surtout l'ensemble des analyses liées aux données radio-télémétriques.

La thèse est structurée de la façon suivante. Nous présentons tout d'abord la situation géographique, les caractéristiques paysagères et le climat de la zone d'étude (chapitre 2). Les résultats du travail pratique sont exposés dans les chapitres 3 à 5. La sélection de l'emplacement des terriers et des latrines, ainsi que les caractéristiques et le patron annuel d'utilisation des terriers par les blaireaux et les renards sont présentés dans le chapitre 3. Nous décrivons ensuite, dans le chapitre 4, les caractéristiques morphométriques, crâniométriques et démographiques du blaireau dans la Broye. Finalement, le chapitre 5 est consacré aux rythmes d'activité, à la structure sociale, aux mouvements et à l'utilisation de l'espace par les blaireaux. Le chapitre 6 correspond à une approche intégrative des connaissances actuelles sur la structure sociale et le comportement spatial de ces mustélidés. Un résumé en français et en anglais des principaux résultats est fourni dans le chapitre 7. La thèse se termine par des remerciements (chapitre 8), les références bibliographiques citées dans le texte (chapitre 9), une liste des publications émanant de ce travail et des conférences données (chapitre 10), ainsi que diverses annexes (chapitre 11).

2. Terrain d'étude

2.1. SITUATION GÉOGRAPHIQUE

Notre recherche a été menée sur la rive sud du lac de Neuchâtel, dans la Broye vaudoise et fribourgeoise (46°57' N, 6°58' E; Fig. 2.1). La zone d'étude, d'une superficie de 74 km^2, est limitée au Nord-Est par le lac de Neuchâtel, de la hauteur d'Estavayer-le-Lac à celle d'Ostende. Le village de Vallon à l'Est, celui de Ménières au Sud et celui de Murist à l'Ouest constituent les autres points frontières du terrain.

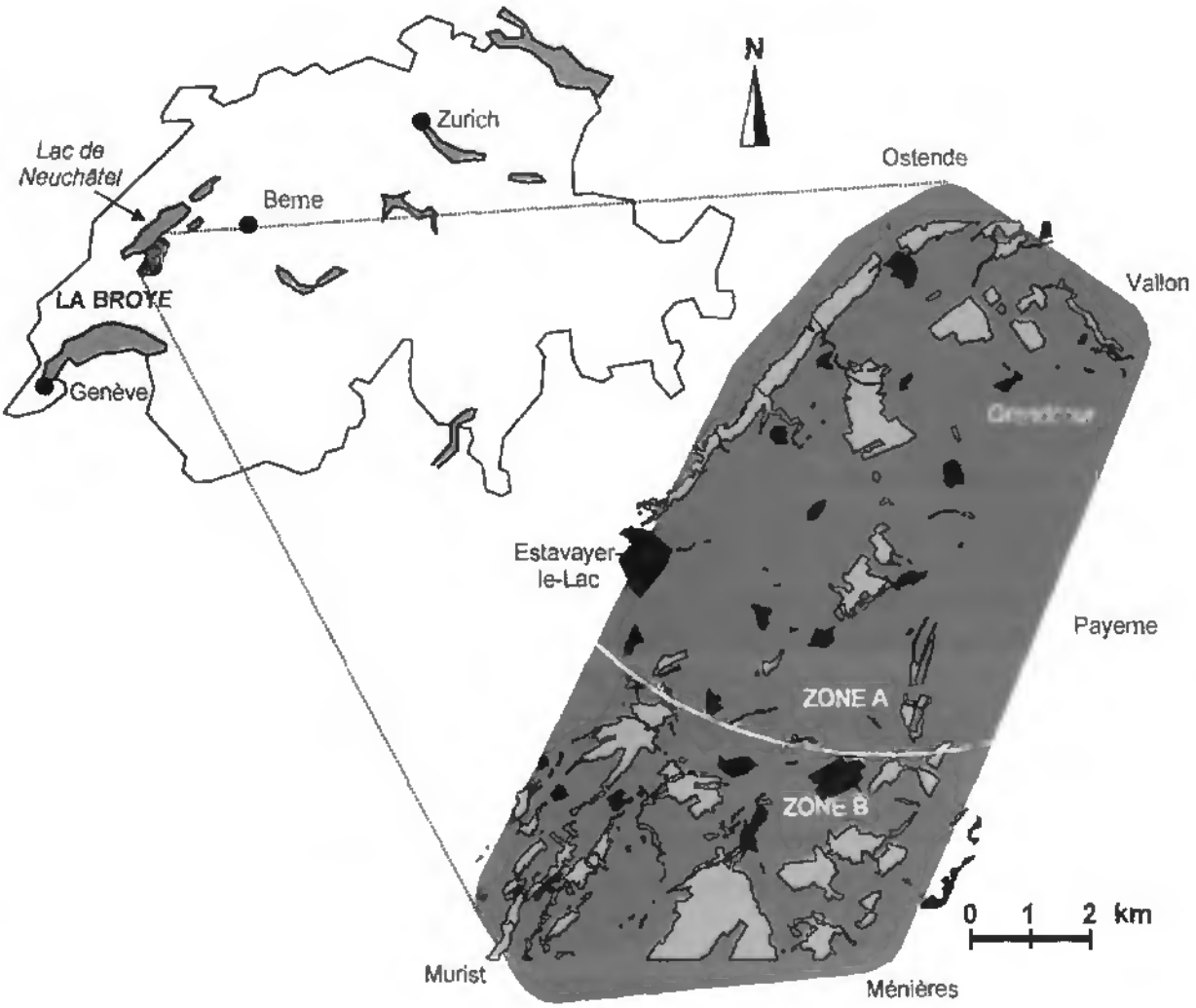


Figure 2.1. Situation géographique et détail de la zone d'étude (Broye). Les zones gris-clair correspondent aux surfaces boisées (haies non comprises). Les agglomérations sont représentées par les zones noires et/ou leur position est indiquée nommément.

2.2. STRUCTURES PAYSAGÈRES ET CLIMAT

Le terrain d'étude se compose deux zones aux structures paysagéres légérement différentes:

- La Zone A (Nord-Est), d'une grandeur de 46 km^2, est une région qui ne présente que peu de reliefs (Fig. 2.3). Les altitudes varient entre 430 m (bord du lac) et 501 m (La Léchière). Les terres sont largement dédiées à la culture de céréales (maïs, blé, orge), de colza, de betteraves, de tabac, ainsi qu'à la pâture. On dénote cependant la présence de quelques massifs forestiers (cultures d'épicéas et feuillus entremêlés) de taille variable. Les haies sont peu nombreuses, en revanche les rivières et les ruisseaux sont le plus souvent bordés par des cordons boisés. En contraste avec les plateau agricole, le lac est bordé par un coteau boisé, assez abrupt et imposant par endroit, qui débouche sur une forêt riveraine en plateau, puis sur une zone de marais non boisée (phragmitaies, cariçaies).
- Située entre 447 m (plaine de Payerne) et 725 m (sommet du Bois d'Aumont) d'altitude, la Zone B (Sud-Ouest; 28 km^2) est une région semi-agricole qui présente un relief beaucoup plus vallonné (Fig. 2.4) que la Zone A. Les crêtes y sont bordées par des massifs forestiers plus ou moins importants, alors que les secteurs de plus basse altitude se composent d'une mosaïque de cultures et de pâturages, entrecoupés par des bosquets et de nombreuses haies.

Le climat de la région est de type tempéré humide à tendance continentale (Henrioux 1999). L'hiver est froid et sec et l'été relativement chaud. De 1999 à 2003, les précipitations annuelles ont atteint en moyenne 943.5 mm, et la température 9.9 °C (Fig. 2.2). La neige n'a pas été abondante lors de la période d'étude.

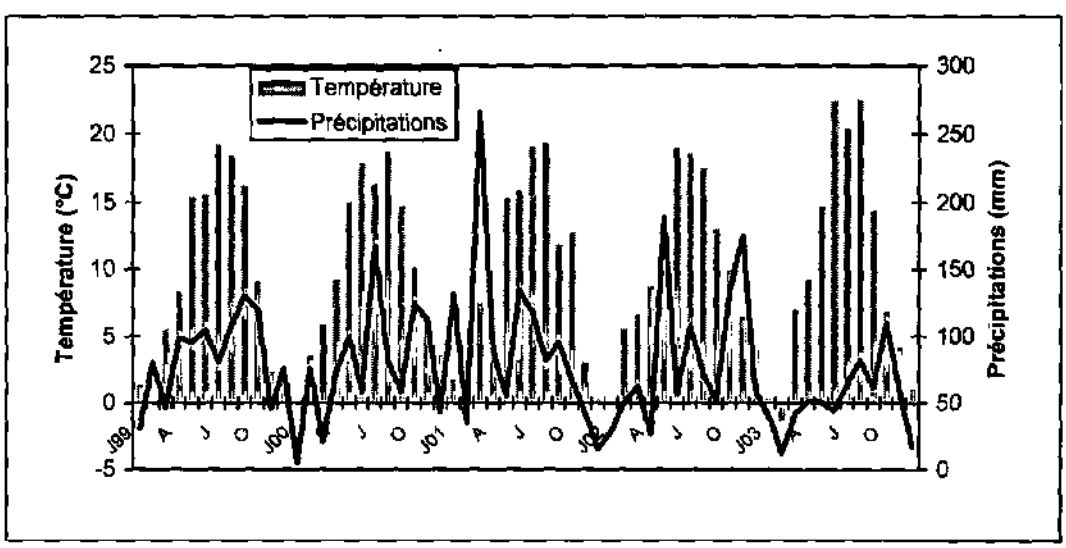


Figure 2.2. Température (histogrammes) et précipitations (ligne continue) relevées pendant la période d'étude (1999-2003) à la Centrale aérologique de Payerne.

Figure 2.3. Vue sur la Zone A depuis le village de Montet (FR).

Figure 2.4. Vue sur la Zone B depuis le village de Montet (FR).

3. Habitat, terriers et latrines

3.1. INTRODUCTION

Selon une récente revue de littérature effectuée par Kinlaw (1999), l'utilisation de terriers est largement répandue chez les Mammifères, puisque 447 parmi les 777 genres décrits et recensés dans cette classe de Vertébrés contiennent des espèces qui s'engagent de manière plus ou moins prononcée dans le creusage de gîtes souterrains. Les raisons les plus souvent invoquées pour expliquer ce comportement se focalisent sur les avantages que peuvent en retirer les animaux, à savoir principalement une protection efficace contre les prédateurs (notamment si la taille de ceux-ci ne leur permet pas d'accéder à l'intérieur du terrier), ainsi qu'une bonne isolation contre les conditions météorologiques défavorables (froid, neige, vents violents, chaleurs intenses; Boggs *et al.* 1984).

Parmi les nombreuses espèces concernées par ce mode de vie, peu d'entre elles sont toutefois aussi bien adaptées que le blaireau européen à une existence semi-fouisseuse. Avec son corps à la fois trapu et élancé, ses pattes courtes et puissantes, et ses griffes antérieures longues et robustes, ce mustélidé est en effet capable de déblayer des quantités impressionnantes de terre en peu de temps (Neal et Cheeseman 1996). Cette aptitude permet ainsi aux blaireaux de se ménager des terriers profonds et complexes, qui sont transmis et agrandis d'une génération à l'autre (Roper 1992a, 1992b). Comme les blaireaux y passent plus de la moitié de leur vie, qu'ils y donnent naissance à leur progéniture et qu'ils s'y réfugient en cas de danger ou lors des périodes de grand froid, les terriers représentent une ressource importante pour ces mustélidés. D'ailleurs, certains auteurs (Roper 1993, Doncaster et Woodroffe 1993) vont même jusqu'à affirmer que la disponibilité d'endroits propices à l'installation des terriers est, avec celle des ressources alimentaires, l'un des deux principaux facteurs permettant la survie de ces mustélidés fouisseurs et nocturnes.

Une autre particularité des blaireaux est de déposer leurs laissées dans de petits trous de 10 à 15 cm de diamètre et profonds de 10 cm environ (Neal et Cheeseman 1996, Hainard 1997). Ces pots, qu'ils prennent soin de creuser eux-mêmes, ne sont jamais rebouchés. L'agrégation de plusieurs pots, parfois des dizaines sur quelques mètres carrés, forme ce que l'on appelle communément une latrine. Dans les populations de faible densité, comme on en trouve généralement – mais pas exclusivement – en Europe continentale, les latrines sont généralement situées à proximité des terriers (Cresswell et Harris 1988a, Do Linh San 1997, Ferrari 1997, Fischer et Weber 2003) et présentent un pic d'utilisation à la fin de l'hiver, lors de la période du rut (Marassi et Biancardi 2002a, Chap. 3.3.4). D'autres peuvent être aménagées beaucoup plus loin du gîte, mais elles ne sont fréquentées que ponctuellement. Il n'est pas rare non plus de découvrir des crottes isolées, déposées à même le sol, que ce soit le long des coulées ou un peu partout dans le territoire de l'animal. En Grande-Bretagne et en Irlande, où la densité des populations est élevée et où les blaireaux forment de larges groupes sociaux, les animaux disposent également de nombreuses latrines à la périphérie de leurs territoires. En plus d'y déféquer, ces mustélidés déposent parfois une sécrétion jaunâtre à l'odeur musquée provenant de leurs glandes anales, soit au sommet des fèces, soit dans des pots séparés (Roper *et al.* 1986). Ils peuvent également gratter le

sol aux abords des latrines avec leurs pattes antérieures et postérieures et uriner soit dans un pot ou sur la surface avoisinante (Hutchings *et al.* 2001, 2002). Finalement, il leur arrive de déposer une sécrétion graisseuse blanchâtre à brunâtre provenant de leur glande sous-caudale contre des arbres ou d'autres structures proéminentes (Kruuk *et al.* 1984). Toutes ces activités sont manifestement plus fréquentes aux latrines périphériques, ce qui conforte leur rôle en tant que bornes territoriales (Roper *et al.* 1993). Une autre indication allant dans ce sens est que certaines d'entre elles peuvent être visitées par des animaux appartenant à plus d'un groupe social. Des études récentes suggèrent que les signaux olfactifs déposés aux latrines fournissent également aux congénères des informations sur le sexe, l'âge, la condition corporelle, le statut reproductif et même l'identité des animaux à l'origine de ces marquages (Gorman *et al.* 1984, Service et Harris 2001, Service *et al.* 2001, Buesching et Macdonald 2001, 2004, Buesching *et al.* 2002a, 2002b, 2002c, 2003, 2004).

Les terriers et les latrines jouant ainsi un rôle important dans le cycle de vie du blaireau, il nous a paru primordial de nous y intéresser dans le contexte d'une étude générale visant à mieux définir la biologie et l'écologie de cette espèce dans une région dominée par l'agriculture. De manière plus spécifique, nous avons tenté de répondre aux questions suivantes :

- Quelles sont les caractéristiques des terriers des blaireaux (et des renards) ?
- Les blaireaux opèrent-ils une sélection de l'habitat pour installer leurs terriers ?
- Les terriers de mise bas sont-ils mieux protégés que les autres terriers ?
- Quel est le patron d'utilisation des terriers ?
- Comment la fréquence et l'intensité des indices trouvés aux abords des terriers varient-elles tout au long de l'année ? Ces données peuvent-elles nous fournir des informations intéressantes sur le comportement et la physiologie du blaireau (et du renard) ?
- Étant attendu qu'un marquage territorial efficace se doit d'être découvert facilement, les latrines sont-elles, le cas échéant, situées à proximité de structures paysagéres particuliéres ?

Au delà de l'intérêt que nous avons porté à ces questions, le recensement global des terriers effectué nous a paru particulièrement important, car celui-ci nous a permis, en connaissant le nombre de gîtes de reproduction et le nombre moyen d'individus par groupe familial (voir Chap. 4.3.9 et 5.3.8), d'obtenir une appréciation de la densité de population du blaireau dans la Broye. Il s'agit là d'un paramètre démographique important quant à la gestion ou la conservation de cette espèce, une variation dans le nombre de terriers (utilisés) pouvant signifier une augmentation ou une diminution de la densité des animaux. L'étude de la distribution des terriers nous a par ailleurs permis d'évaluer la taille maximale des domaines sociaux (voir Chap. 5.3.8) et donc d'évaluer indirectement la qualité de l'habitat.

3.2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

3.2.1. Recensement et clasaification des terriers

Recensement des terriers

Au début de notre recherche, en novembre 1998, les surveillants de la faune (MM. P. Gabaz et P. Henrioux) nous ont indiqué la localisation de nombreux terriers de blaireaux et/ou de renards. Les différents sites ont ainsi fait l'objet de notre visite, ce qui nous a rapidement permis de découvrir de nouveaux gîtes aux alentours des terriers initialement signalés. D'autres tanières ont été trouvées tout au long de nos recherches en prospectant petit à petit les zones boisées présumées vierges de terriers, ainsi que lors du pointage quotidien des blaireaux équipés d'un collier-émetteur (voir Chap. 5). Par ailleurs, la position de quelques gîtes supplémentaires nous a été communiquée par des exploitants agricoles et/ou des chasseurs. Finalement, en 2002, un certain nombre de grandes forêts ont été explorées en détail avec l'aide de quelques collègues et amis afin d'obtenir une image aussi fidéle que possible de la distribution et de la densité des terriers dans la Broye. Les surfaces boisées en question ont été inspectées en suivant des transects, les différents observateurs étant généralement espacés d'une quarantaine de mètres. En nous référant aux caractéristiques des terriers déjà connus (voir Chap. 3.3.2), une attention toute particulière a été portée aux lisières et/ou aux terrains en pente. Deux zones périphériques recouvrant un total de 6 km^2 (8% du terrain d'étude) n'ont toutefois pas été explorées. Les densités de terriers fournies dans le chapitre 3.3.1 ont donc été calculées sur la base d'une surface totale de 68, et non de 74 km^2.

Classification des terriers

Afin de pouvoir procéder à une analyse spécifique des caractéristiques intrinsèques et écologiques des terriers, ceux-ci ont été répartis dans une ou deux des catégories suivantes (1-2 et 3-4 s'excluant mutuellement):

1. *Terrier principal de blaireau (TPB):* grand terrier utilisé comme abri hivernal et dans lequel au moins une mise bas a eu lieu lors de la période d'étude. Nous avons également inclu dans cette catégorie des terriers où une mise bas avait eu lieu avant le début de notre étude, de telles informations sporadiques nous ayant été fournies par des agriculteurs, des chasseurs ou des naturalistes de la région. Ont finalement été considérés ici un certain nombre de terriers de grande dimension, fortement utilisés et pour lesquels une mise bas a été soupçonnée, mais où aucune observation ou capture de blaireautins n'a malheureusement pu être effectuée;
2. *Terrier secondaire de blaireau (TSB):* terrier, généralement de petite dimension (Clements *et al.* 1988, Thornton 1988), dans lequel aucune mise bas n'a eu lieu lors de la période d'étude, mais des signes évidents d'utilisation par l'espèce ont été trouvés;
3. *Terrier principal de renard (TPR):* terrier dans lequel au moins une mise bas a eu lieu lors de la période d'étude;

4. *Terrier secondaire de renard (TSR):* terrier dans lequel aucune mise bas n'a eu lieu lors de la période d'étude, mais des signes évidents d'utilisation par l'espèce ont été trouvés.

Il nous a été possible de procéder à cette classification grâce à l'utilisation de différentes méthodes: affûts crépusculaires (Chap. 4.2.6. et 5.2.10) et relevés mensuels, bimensuels (Chap. 3.2.3.) ou quotidiens d'indices aux différents terriers, observations nocturnes au phare (véhicule arrêté), piégeage (Chap. 5.2.1) et radio-pistage (Chap. 5.2.6 et 5.2.7).

3.2.2. Caractéristiques des terriers et sélection de l'habitat

En avril 2003, chaque terrier a fait l'objet d'une inspection minutieuse, et plusieurs caractéristiques ainsi que divers paramètres écologiques ont été relevés sur une feuille de protocole (variables 1-11, Tabl. 3.1). Les paramétres liés à la couverture végétale autour des terriers ont quant à eux été relevés à deux reprises, en janvier 2003 (situation en hiver: variables 12-15) et de mi-avril à mi-mai 2003 (situation lors de la période d'émergence des jeunes: variables 16-19). Les distances séparant les terriers des surfaces agricoles et d'autres structures topographiques ont été mesurées entre mai et juillet 2003 (variables 20 à 27).

Les paramétres 5, 6, 8-10 et 12-19 ont été mesurés à partir du centre du terrier. Nous avons considéré une surface carrée de 400 m^2 (20 x 20 m) pour la détermination de la composition arboricole (variable 6), de l'essence principale (variable 7) et de la couverture végétale (variables 12-19). Les distances ont été mesurées sur le terrain à l'aide d'un télémètre (Bushnell, Modéle Yardage Pro 500) pour les distances supérieures à 15 m et d'un appareil photographique (Canon AE-1 avec un objectif de 600 mm à mise au point manuelle) pour les distances inférieures à 15 m. Lorsque la configuration du terrain était telle qu'il était impossible de mesurer les distances visuellement, celles-ci étaient calculées en deux voire plusieurs étapes, ou sur une carte (1:25'000 aggrandie au 1:10'000) lorsque les structures paysagères concernées étaient facilement localisables. Les distances jusqu'au prochain terrier principal ont été calculées à l'aide du programme Biotas (Ecological Software Solutions), aprés avoir préalablement digitalisé la position des terriers dans ArcView 3.2 (ESRI, Redlands, USA). La précision de l'ensemble des mesures a été estimée à ± 0.5 m pour les distances inférieures à 15 m, ± 5 m pour les distances inférieures à 100 m, ± 10 m pour celles comprises entre 101 et 250 m, et finalement ± 20 m pour les distances supérieures à 250 m (y compris celles mesurées à l'aide de Biotas: marge d'erreur lors de la digitalisation des points).

Afin de tester une possible sélection de l'habitat par les blaireaux lors de l'installation de leurs terriers, les variables 5-26 ont également été relevées pour 150 localisations aléatoires (coordonnées générées avec le logiciel S-Plus) dans le terrain d'étude.

Tableau 3.1. Paramètres et catégories considérés pour l'étude des terriers.

Variables	Catégories / Description
1. Nombre d'entrées	0, 1, 2, 3,...
2. Longueur	Distance (m) entre les entrées les plus éloignées dans le sens de la longueur
3. Largeur	Distance (m) entre les entrées les plus éloignées dans le sens de la largeur
4. Surface	Longueur x Largeur du terrier (m^2)
5. Type d'habitat[1]	1 = forêt, 2 = lisière, 3 = bosquet, 4 = haie/cordon boisé, 5 = zone ouverte, 6 = zone habitée
6. Composition feuillus/conifères	1 = feuillus 90-100%, 2 = feuillus 50-90%, 3 = conifères 50-90%, 4 = conifères 90-100%
7. Essence principale	1 = épicéa, 2 = frêne, 3 = hêtre, 4 = orme, 5 = autres
8. Relief[2]	1 = plan, 2 = pente plane, 3 = pente concave, 4 = pente convexe, 5 = crête
9. Inclinaison de la pente	0 = 0%, 1 = 1-20%, 2 = 21-40%, 3 = 41-60%, 4 = 61-80%, 5 = 81-100%
10. Exposition de la pente	1 = N, 2 = NE, 3 = E, 4 = SE, 5 = S, 6 = SO, 7 = O, 8 = NO, 9 = terrain plat ou crête
11. Position des trous dans la pente	1 = haut, 2 = milieu, 3 = bas, 4 = plan
12. Couverture arborescente[3] en hiver	0 = absence, 1 = 1-5%, 2 = 6-25%, 3 = 26-50%, 4 = 51-75%, 5 = 76-100%
13. Couverture arbustive[4] en hiver	Voir la variable 12
14. Couverture herbacée[5] en hiver	Voir la variable 12
15. Couverture totale en hiver	Somme des variables 12 à 14: min = 0, max = 15
16. Couverture arborescente[3] au printemps	Voir la variable 12
17. Couverture arbustive[4] au printemps	Voir la variable 12
18. Couverture herbacée[5] au printemps	Voir la variable 12
19. Couverture totale au printemps	Somme des variables 16 à 18: min = 0, max = 15
20. Distance « lisière »[6]	Distance (m) jusqu'à la prochaine lisière
21. Distance « route »[7]	Distance (m) jusqu'à la prochaine route
22. Distance « chemin »[8]	Distance (m) jusqu'au prochain chemin
23. Distance « habitation »	Distance (m) jusqu'à la prochaine habitation
24. Distance « maïs »	Distance (m) jusqu'au prochain champ de maïs
25. Distance « blé »[9]	Distance (m) jusqu'au prochain champ de blé
26. Distance « pré »	Distance (m) jusqu'au prochain pré ou pâturage
27. Distance « terrier principal »[10]	Distance (m) jusqu'au prochain terrier principal

[1]Lisière: bande boisée comprise entre la lisière et moins de 30 m à l'intérieur de la forêt. Bosquet: forêt de superficie < 1 ha. Haie ou cordon boisé: bande d'arbres dont la largeur est < 30 m.
[2]Pente concave: une pente incurvée vers le bas. Pente convexe: une pente incurvée vers le haut.
[3]Toute végétation > 2 m, [4]Toute végétation haute de 0.5-2 m, [5]Toute végétation haute de 0.2-0.5 m.
[6]Uniquement pour les terriers situés en forêt, dans des bosquets, des haies, ou des cordons boisés.
[7]En asphalte; largeur pour deux voitures.
[8]Asphalté ou non; largeur pour une seule voiture.
[9]Les champs de triticale (*Triticum x Secale*) et d'orge, parfois situés plus près des terriers que les champs de blé, n'ont pas été considérés.
[10]Paramètre mesuré uniquement pour les terriers principaux.

3.2.3. Tournées des terriers et récoltes d'indices

De façon à déterminer le patron d'utilisation des terriers ainsi que les variations dans la fréquence et l'intensité des indices laissés par les blaireaux et les renards au cours de l'année, nous avons procédé à deux tournées des terriers par mois entre janvier 2001 et décembre 2002.

Indices récoltés

Lors de chaque visite de terrier et pour chaque espèce, nous avons relevé la présence ou l'absence des indices suivants devant les entrées (= gueules, trous) ou à proximité du terrier:

- *Empreintes:* il s'agit des traces « fraîches » de pas laissées par les animaux dans du sable, de la mame, de la terre excavée ou sur un sol boueux (Fig. 3.1A et 3.1B). Dans la mesure du possible, d'une visite à l'autre, nous n'avons tenu compte que des nouvelles traces. Pour nous faciliter la tâche, les traces situées directement devant les entrées étaient généralement « effacées » en ratissant le sol avec les pieds ou les mains.
- *Poils:* afin de réellement rendre compte d'une activité récente, seuls les poils « fraîchement » déposés sur le sol ou accrochés à des racines ont été considérés. Lors d'une recherche minutieuse, il est en effet possible de trouver des poils mélangés à la terre tassée, mais ceux-ci sont généralement témoins d'une activité beaucoup plus ancienne. À chaque passage, tous les poils trouvés ont été soigneusement éloignés en vue de la prochaine visite;
- *Activité de creusage:* nous avons noté ici la présence de terre excavée par l'une ou l'autre espèce devant une ou plusieurs gueules du terrier (Fig. 3.2);
- *Crottes:* nous avons finalement pris en compte les déjections déposées dans un rayon de 25 m autour du terrier. Rappelons que, contrairement au renard qui étale ses crottes à même le sol (devant les entrées du terrier) ou sur des structures légèrement surélevées (souche, grosse pierre, etc.), le blaireau creuse de petites dépressions à proximité du terrier pour déposer ses laissées. Plusieurs « pots » juxtaposés forment ce que l'on appelle communément des latrines (Fig. 3.3).

En plus de ces quatre indices communs, nous avons également considéré un indice propre à chaque espèce:

- *Trous de fouille (et grattis):* le blaireau, lors de sa recherche de nourriture, a tendance à fouiller la litière ou le sol avec son groin. Des dépressions coniques profondes de 10 à 20 cm (Fig. 3.4A), voire parfois de grandes surfaces retournées (Fig. 3.4B) associées à des empreintes nettes de l'animal dans la terre excavée trahissent ainsi son passage. Comme le renard peut également se faire l'auteur de petits trous de fouille, nous n'avons pas tenu compte de cet indice en cas de doute sur l'espèce qui en était à l'origine (un cas de figure très rare cependant);

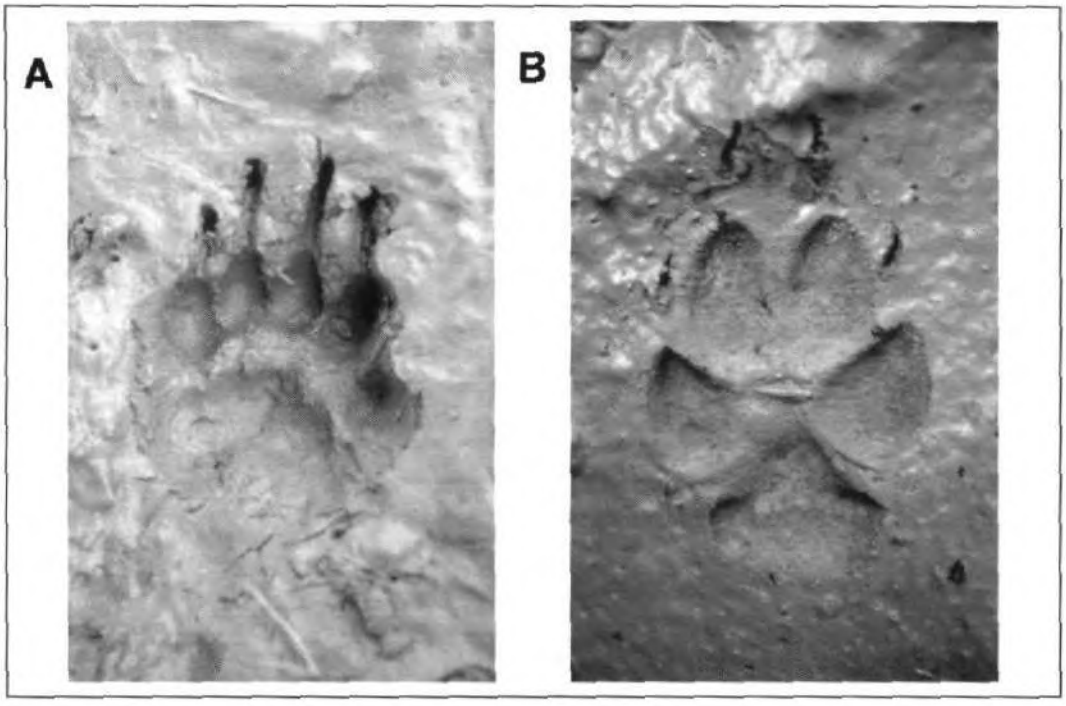


Figure 3.1. A: Empreinte de blaireau; B: Empreinte de renard.

Figure 3.2. Entrée « fraîchement » excavée par un blaireau.

- *Odeur:* contrairement au blaireau, le renard imprègne les terriers de son odeur corporelle ou de son urine, facilement décelables à l'entrée des tanières bien fréquentées. Aucune différence n'a été faite entre ces deux types d'odeur, du fait qu'elles révèlent aussi bien l'une que l'autre, si ce n'est l'utilisation, du moins le passage de l'animal. Des nuances à ce sujet seront toutefois apportées dans le chapitre traitant des résultats (3.4.4). Nous n'avons pas tenu compte des rares cas (5% au maximum) où l'odeur musquée du blaireau a été perçue.

Afin de pouvoir représenter graphiquement les variations potentielles de l'utilisation des terriers par l'une ou l'autre espèce, nous avons décidé d'attribuer 1 point pour chaque type d'indice décelé (= barème basé sur la fréquence d'apparition des indices). Ainsi, lorsque l'activité d'une espèce à un terrier est importante lors d'une période donnée, on obtiendra la valeur maximale de 5 points (présence de poils, d'empreintes, de crottes, de grattis ou d'odeur, ainsi que d'une activité de creusage). À l'inverse, en cas d'absence d'une espèce, on enregistrera la valeur minimale de 0 point.

L'approche décrite ci-dessus étant purement qualitative (par exemple, la présence d'une empreinte furtive de blaireau devant une entrée obtient la même valeur qu'un piétinement), nous avons tenté de quantifier l'utilisation des terriers par ces deux espèces. Pour ce faire, les points ont cette fois-ci été attribués aux différents indices en fonction de l'intensité de leur présence. Le « barème » adopté est notifié dans le tableau 3.2.

Tableau 3.2. Système de points adopté pour quantifier l'intensité des indices de blaireau et de renard trouvés lors des différentes tournées des terriers en 2001 et 2002. Notons qu'aucun point n'a été attribué en cas d'absence de l'indice spécifique considéré.

	Blaireau		**Renard**	
	0.5 point	**1 point**	**0.5 point**	**1 point**
Empreinte(s)	1 à 2	Plusieurs	1 à 2	Plusieurs
Poil(s)[1]	1 à 2	Plusieurs	1 à 2	Plusieurs
Creusage	Moins de 20 % de trous creusés	Plus de 20 % de trous creusés	Moins de 20 % de trous creusés	Plus de 20 % de trous creusés
Crotte(s)	1	2 et plus	1	2 et plus
Grattis	1 à 2	Plusieurs	–	–
Odeur	–	–	Légère	Forte

[1]nombre maximal trouvé à un trou parmi les trois les plus utilisés à chaque terrier

Figure 3.3. Latrines de blaireaux composée de trois pots contenant chacun plusieurs crottes.

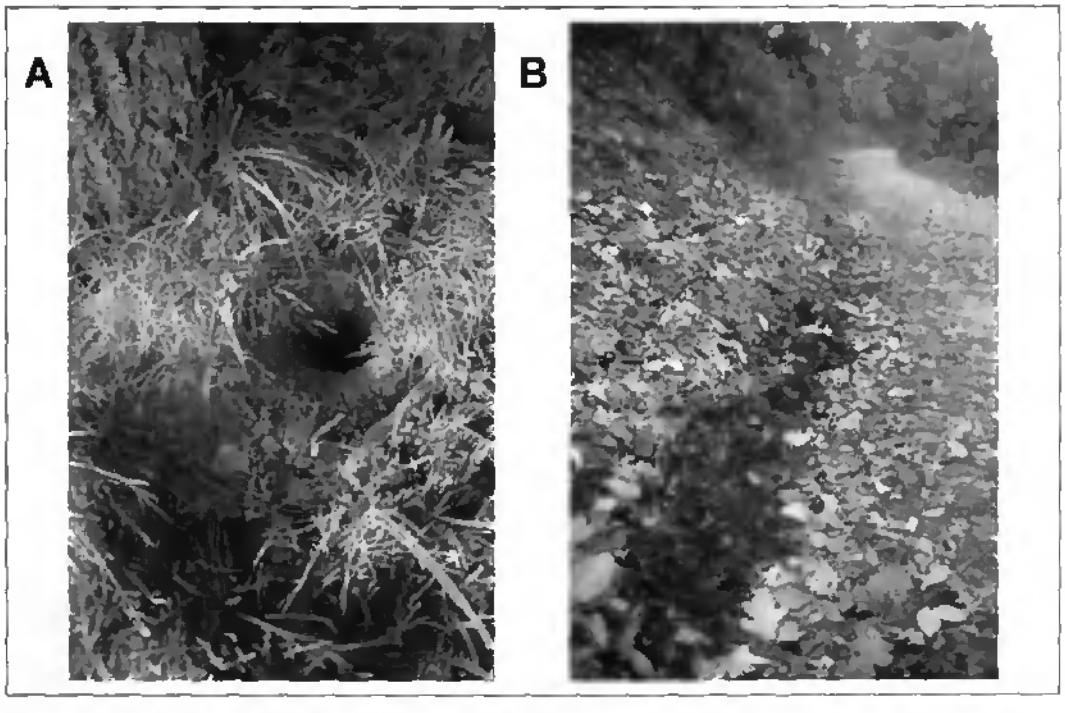


Figure 3.4. A: Trou de fouille; B: Trous de fouille et grattis de blaireau le long d'un chemin.

Les indices étudiés étant en premier lieu significatifs de la présence ou du passage du blaireau et/ou du renard, nous avons voulu également prendre en compte un autre paramètre révélateur de l'intensité d'occupation du terrier, indépendamment de l'espèce concernée: le nombre de gueules utilisées. Nous avons, à cet effet, considéré les 3 catégories d'entrées suivantes :

- *Entrées obstruées:* il s'agit des gueules non utilisées par les animaux, et bouchées par des feuilles, des brindilles ou des toiles d'araignées;
- *Entrées utilisées:* il s'agit des entrées dégagées qui présentent des indices clairs d'utilisation (poils, empreintes, crottes, odeur, sol tassé);
- *Entrées creusées:* gueules utilisées présentant en plus des signes d'excavation (monticule de terre « fraîche »). Nous n'avons pas tenu compte ici des cas où seuls des feuilles ou d'autres matériaux végétaux avaient apparemment été refoulés à l'extérieur des galeries ou des chambres du terrier.

Pour l'approche qualitative de l'utilisation des entrées, nous avons attribué 1 point au terrier dès que celui-ci comportait 1 entrée utilisée, et 1 point s'il présentait au moins 1 entrée creusée. Dans le cas inverse, nous n'avons accordé aucun point. Pour l'approche quantitative, nous avons simplement considéré le pourcentage de gueules utilisées ou creusées.

Finalement, considérant l'ensemble des informations glânées aux alentours d'un terrier spécifique, nous avons tâché d'apprécier si celui-ci était utilisé de façon continue (2 points), ponctuelle (1 point), ou s'il n'était pas utilisé (0 point). Cette classification « semi-quantitative » (intensité) a été faite indépendemment pour le blaireau et le renard. Lorsqu'aucun indice ne fut trouvé, nous parlions d'une utilisation par une espèce indéterminée. Pour l'approche « qualitative » (fréquence), nous avons simplement considéré l'utilisation (1 point) ou non (0 point) du terrier en question.

L'ensemble des paramètres considérés pour l'analyse des indices sont résumés dans le tableau 3.3.

Protocoles suivis

Nous avons adopté deux types de protocoles – l'un relativement « rigide », l'autre plus « souple » – quant à la durée des tournées ainsi qu'au nombre de terriers visités.

En 2001, la stratégie adoptée consistait à réaliser les visites à des périodes déterminées, en l'occurrence en milieu et en fin de mois, et à effectuer la tournée en un minimum de temps (2 à 3 jours consécutifs) afin d'assurer une certaine unité et régularité temporelle. Il s'agissait également de visiter toujours les mêmes terriers. L'intervalle de temps choisi impliquait que seuls 40 à 50 terriers pouvaient être visités lors d'une tournée (Tabl. 3.13). Ce nombre ne couvrant de loin pas l'ensemble des gîtes connus à l'époque, nous avons décidé, dès mi-avril 2001, d'augmenter la taille de notre échantillon jusqu'à 75 terriers. La conséquence en fût un étalement des tournées sur 4-5 jours, mais nous prenions dés lors soin de continuer à visiter les 40 à 50 terriers de base durant les 2 à 3 premiers jours. Une analyse préliminaire des données (Do

Linh San 2002c) nous ayant permis de constater que les patrons observés durant la deuxième moitié de l'année avec l'échantillon de base étaient les mêmes qu'avec un échantillon plus large, ce sont donc l'ensemble des données que nous avons choisi de présenter ici.

Le protocole suivi en 2002 fût passablement différent. Les tournées s'étalaient sur 3 à 10 jours, et avaient lieu indifféremment au début, au milieu, ou à la fin de la quinzaine concernée (empiétant parfois même de quelques jours sur la quinzaine précédente ou suivante). Le nombre de terriers visités à chaque tournée variait quant à lui de manière arbitraire entre 22 et 108 (Tabl. 3.13). Ainsi, un terrier spécifique était visité entre 0 et 2 fois par mois, et non plus de manière systématique.

Le régime différent de suivi adopté durant l'année 2002 nous a été imposé par les contraintes liées aux autres activités de terrain. Toutefois, rétrospectivement, et d'un point de vue scientifique, cette nouvelle approche nous a permis de tester si les résultats obtenus en 2001 par le biais d'un suivi régulier et cohérent étaient reproductibles en effectuant une prise de données plus irrégulière et avec des échantillons de taille variable.

Tableau 3.3. Paramètres et catégories considérés pour l'étude des indices. Les catégories présentées pour les paramètres 9 à 14, 16 à 21 et 23 décrivent la fréquence des indices. Les catégories considérées pour l'étude de leur intensité sont décrites dans le tableau 3.2 ou dans le texte (p. 40; paramètres 9, 16 et 23).

N°	Variables	Description
1.	TUTIL	Utilisation (1) ou non (0) du terrier
2./3.	TPBU / TSBU	Utilisation (1) ou non (0) du TPB / TSB
4./5.	TPRU / TSRU	Utilisation (1) ou non (0) du TPR / TSR
6.	TCREUSE	Présence (1) ou absence (0) d'une activité de creusage
7.	UTILISEE	Nombre d'entrées utilisées
8.	CREUSEE	Nombre d'entrées creusées
9.	INCUTIL	Utilisation (1) ou non (0) du terrier par une espèce indéterminée
10.	BLATRINE	Utilisation (1) ou non (0) des latrines de blaireau près du terrier
11.	BPOILS	Présence (1) ou absence (0) de poils de blaireau
12.	BTRACES	Présence (1) ou absence (0) de traces de blaireau
13.	BCREUSAGE	Présence (1) ou absence (0) d'une activité de creusage par du blaireau
14.	BGRATTIS	Présence (1) ou absence (0) de trous de fouille ou grattis près du terrier
15.	BTOTAL	Somme des paramètres 10 à 14 (minimum = 0, maximum = 5)
16.	BUTIL	Utilisation (1) ou non (0) du terrier par le blaireau
17.	RCROTTE	Présence (1) ou absence (0) de crottes de renard
18.	RPOILS	Présence (1) ou absence (0) de poils de renard
19.	RTRACES	Présence (1) ou absence (0) de traces de renard
20.	RCREUSAGE	Présence (1) ou absence (0) d'une activité de creusage par du renard
21.	RODEUR	Présence (1) ou absence (0) d'une odeur (urine ou corps) de renard
22.	RTOTAL	Somme des paramètres 17 à 21 (minimum = 0, maximum = 5)
23.	RUTIL	Utilisation (1) ou non (0) du terrier par le renard
24.	TOTIND	Somme des paramètres 15 et 22 (minimum = 0, maximum = 10)

Prise de données et types de comparaisons

Les données ont été enregistrées sur le terrain à l'aide d'un dictaphone (Sony, Modèles M-455 et M-830 V) puis retranscrites dans un fichier informatique de type « tableur » (Microsoft Excel 97). Elles ont ensuite été analysées de multiples façons grâce au programme statistique SPSS (Version 10.0) en calculant à chaque fois, pour les représentations graphiques, la moyenne des points basés sur les indices récoltés aux différents terriers. Les comparaisons et/ou analyses suivantes ont été effectuées:

- Approche qualitative (fréquence) contre approche quantitative (intensité);
- Analyse globale de l'utilisation des terriers en incluant tous les paramètres (i.e. 0 point au minimum et 10 points au maximum);
- Indices de blaireaux seuls et indices de renard seuls;
- Analyse individuelle basée sur 1 indice et pour 1 espèce seulement;
- Terriers principaux contre terriers secondaires.

3.2.4. Recensement et caractéristiques des latrines

La localisation de toutes les latrines découvertes au cours de notre travail de terrain a été soigneusement reportée sur une carte. Nous n'avons pas tenu compte ici des multiples sites temporaires de défécation, utilisés généralement à une seule reprise (la crotte étant déposée à même le sol) et n'ayant probablement pas de fonction territoriale (Roper *et al.* 1993; voir toutefois Hutchings *et al.* 2001 pour un avis plus nuancé à ce sujet). Malgré la prospection attentive des zones frontières exploitées par les blaireaux suivis par radio-pistage (voir Chap. 5.3.8), aucune latrine n'a été découverte en périphérie des domaines vitaux. Toutes les latrines étant situées à proximité des terriers, nous avons voulu savoir si celles-ci étaient tout de même installées à des endroits spécifiques (pour faciliter leur détection), plutôt que distribuées au hasard. Pour ce faire, nous avons relevé une série de variables pour chaque latrine connue (Tabl. 3.13) ainsi que pour 5 localisations choisies au hasard dans un rayon de 50 m autour du terrier concerné. Le rayon en question a été défini sur le principe que 65% des latrines se situaient à moins de 50 m du terrier. Le choix d'un rayon englobant toutes les latrines (en l'occurrence 183 m) eût été au premier abord plus logique, mais nous aurions dans ce cas risqué de biaiser « l'offre » en donnant un poids trop important à des caractéristiques paysagères situées au-delà de 50 m (alors que les blaireaux ont sélectionné une majorité de sites à moins de 50 m du terrier). Les points au hasard ont été définis à l'aide S-Plus, en générant des couples d'angles ($0 < \alpha < 360°$) et de distances ($0 \text{ m} < d < 50 \text{ m}$) (Fig. 3.5). La prise de données a eu lieu en février-mars 2003, lors du pic d'intensité d'utilisation des latrines (voir Chap. 3.3.4).

Tableau 3.4. Paramètres et catégories considérés pour l'étude des latrines.

Variables	*Catégories / Description*
1. Type d'habitat[1]	1 = zone boisée, 2 = lisière, 3 = zone ouverte
2. Couverture herbacée[2]	0 = absence, 1 = 1-5%, 2 = 6-25%, 3 = 26-50%, 4 = 51-75%, 5 = 76-100%
3. Couverture arbustive[3]	Voir la variable 1
4. Couverture totale	Somme des variables 1 et 2: min = 0, max = 10
5. Distance « terrier »	Distance minimale (m) jusqu'au terrier
6. Distance « coulée »	Distance (m) jusqu'à la prochaine coulée
7. Distance « lisière »	Distance (m) jusqu'à la plus proche lisière
8. Distance « chemin »	Distance (m) jusqu'au prochain chemin
9. Distance « minimale »	Valeur minimale (m) parmi les variables 6 à 8
10. Distance « lisière-chemin »	Somme (m) des variables 7 et 8

[1]lisière: bande < 10 m située de part et d'autre d'une zone boisée, [2]toute végétation d'une hauteur de 0-0.2 m, [3]toute végétation d'une hauteur de 0.2-1 m

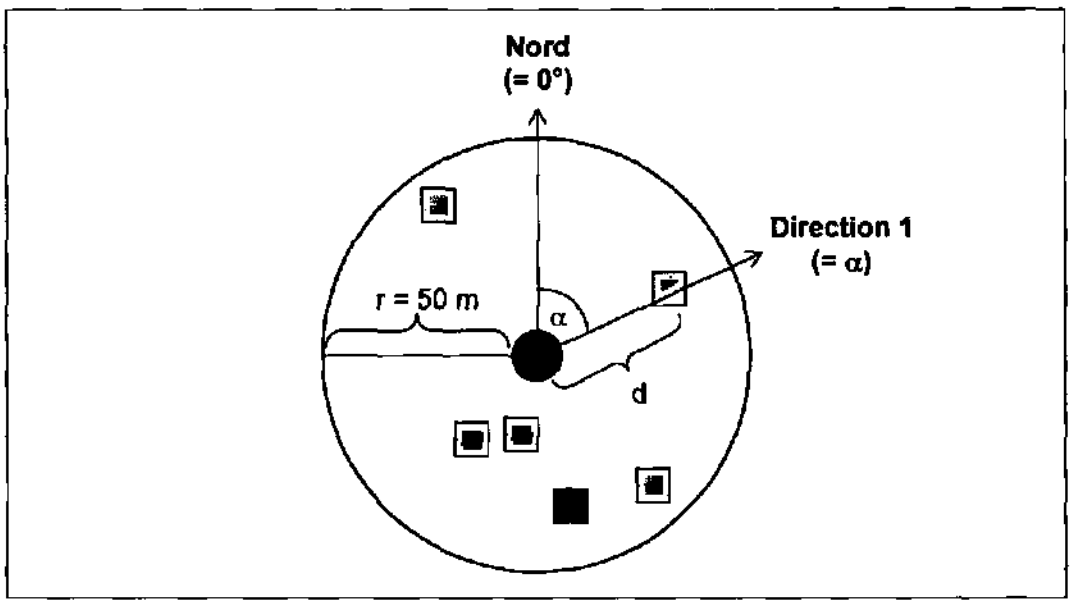


Figure 3.5. Principe de sélection des 5 points aléatoires (carrés gris) autour d'un terrier (point noir). La latrine est indiquée par un carré noir. Chaque point au hasard était déterminé par un couple d'angle ($0 < \alpha < 360°$) et de distance ($0 \text{ m} < d < 50 \text{ m}$) à l'intérieur d'un disque centré sur le terrier et de rayon égal à 50 m.

3.2.5. Analyses statistiques

Terriers et latrines

Nous avons utilisé plusieurs tests afin de comparer statistiquement les caractéristiques des différents types de terriers, ou les caractéristiques des terriers et des latrines avec celles des points au hasard.

Le test U de Mann-Whitney et le test H de Kruskal-Wallis ont été choisis pour comparer respectivement deux ou trois échantillons indépendants et pour lesquels les variables étaient de type « qualitatif ordinal ». En raison de la taille suffisante des échantillons, le test T de Student a pu être appliqué pour comparer deux échantillons indépendants dans le cas de variables quantitatives continues. Le Chi carré de conformité a quant à lui été appliqué pour tester l'indépendance d'une distribution observée par rapport à une distribution théorique (= proportions observées pour les points aléatoires) lorsque les variables étaient de type « qualitatif nominal ». L'indice de sélection d'Ivlev *D* (« Ivlev's electivity index ») modifiié par Jacobs (1974) a été appliqué pour savoir si une classe nominale particulière était sélectionnée ou évitée:

$$D = \frac{r_i - p_i}{r_i + p_i - 2r_i p_i}$$

où:

r_i = proportion de terriers/latrines appartenant à la i-ème classe d'une variable nominale

p_i = proportion de points aléatoires appartenant à la i-ème classe d'une variable nominale

Plus la valeur de D est proche de +1, plus la classe considérée est sélectionnée (préférée).

Plus la valeur de D est proche de −1, plus la classe considérée est évitée.

Lorsque D est proche de 0, le patron observé ne se démarque pas du hasard.

Indices et utilisation des terriers

Les données relatives aux tournées des terriers ont été analysées à l'échelle inter-mensuelle, inter-saisonnière ou inter-annuelle en calculant les moyennes pour chaque classe correspondante. Les données mensuelles et saisonnières ont été obtenues en additionnant les données bimensuelles (ou en utilisant l'unique donnée lorsqu'une seule tournée des terriers a pu être effectuée durant un mois particulier) et en calculant la moyenne. Les saisons considérées sont les suivantes: hiver (décembre, janvier, février), printemps (mars, avril, mai), été (juin, juillet, août) et automne (septembre, octobre, novembre).

Le coefficient de corrélation de rang de Spearman a été calculé pour tester l'association entre les patrons annuels (2001 vs 2002) d'utilisation des terriers, d'utilisation des entrées et de variation des indices. Ce test a également été employé pour mettre en évidence une éventuelle corrélation avec le patron annuel de la température atmosphérique.

3.3. RÉSULTATS

3.3.1. Distribution, densité et types de terriers

Nos prospections menées tout au long de notre travail de recherche nous ont permis de recenser 194 terriers dans l'ensemble de la zone d'étude (68 km^2; Fig. 3.6 et 3.7), ce qui correspond à une densité de 2.85 terriers par km^2. Parmi ceux-ci, 13.4% (n = 26) ont été creusés de manière certaine entre novembre 1998 et juin 2003, alors qu'environ 10.8% d'entre eux (n = 21), principalement des terriers secondaires (n = 20) situés en zone ouverte (n = 16), ont été détruits par des agriculteurs durant la période d'étude. Le nombre effectif de terriers s'élevait donc à 173 à fin juin 2003 (2.51 terriers par km^2).

L'utilisation des gîtes souterrains par le blaireau et/ou le renard, déterminée selon les nombreuses méthodes décrites plus haut, de même que les densités correspondantes, sont présentées dans les tableaux 3.5 et 3.6. Aucune catégorie n'a pu être assignée à 7.3% des terriers (n = 15) – exclusivement de petits gîtes secondaires découverts durant les derniers mois de travail de terrain – du fait qu'aucun indice de l'une ou l'autre espèce n'a pu être détecté lors des rares visites. Globalement, 59.8% des terriers ont été utilisés et/ou visités par les deux espèces. Ainsi, 92.8% des terriers fréquentés par des blaireaux l'ont été également par des renards. À l'inverse, 68.2% des taniéres utilisées par le canidé ont aussi servi de gîte au mustélidé. Entre 1999 et 2003, 49 terriers (25.3%) ont servi de lieu de mise bas: 9 pour les blaireaux, 23 pour les renards, et 17 pour les deux espèces.

Tableau 3.5. Types, nombre, pourcentage et densité des terriers dans le terrain d'étude (cohabitation entre blaireaux et renards considérée). T = terrier, P = principal, S = secondaire, B = blaireau, R = renard.

	TPB / TPR	TPB / TSR	TPR / TSB	TSB / TSR	TSB	TPR	TSR	TS	Total
Nombre	17	9	17	73	9	6	48	15	194
Pourcentage	8.8	4.6	8.8	37.6	4.6	3.1	24.7	7.7	100.0
Densité (km^{-2})	0.25	0.13	0.25	1.07	0.13	0.09	0.71	0.22	2.85

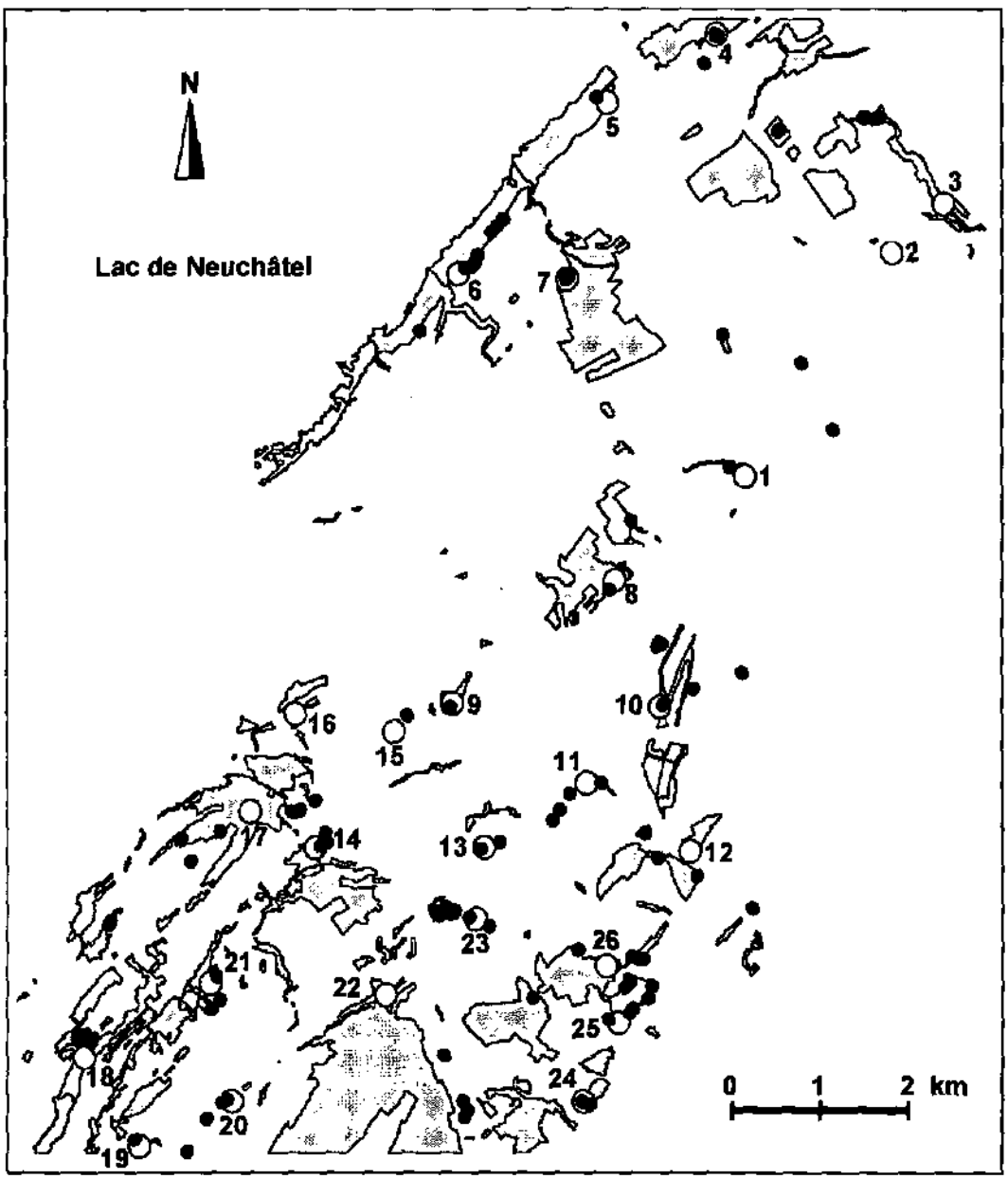


Figure 3.6. Distribution des 26 terriers principaux (TPB; grands ronds blancs) et des 99 terriers secondaires (TSB; petits ronds noirs) de blaireaux dans le terrain d'étude de la Broye. Les zones grises correspondent aux surfaces boisées (haies non comprises). Les numéros des TPB correspondent à ceux du tableau 4.11, p. 125.

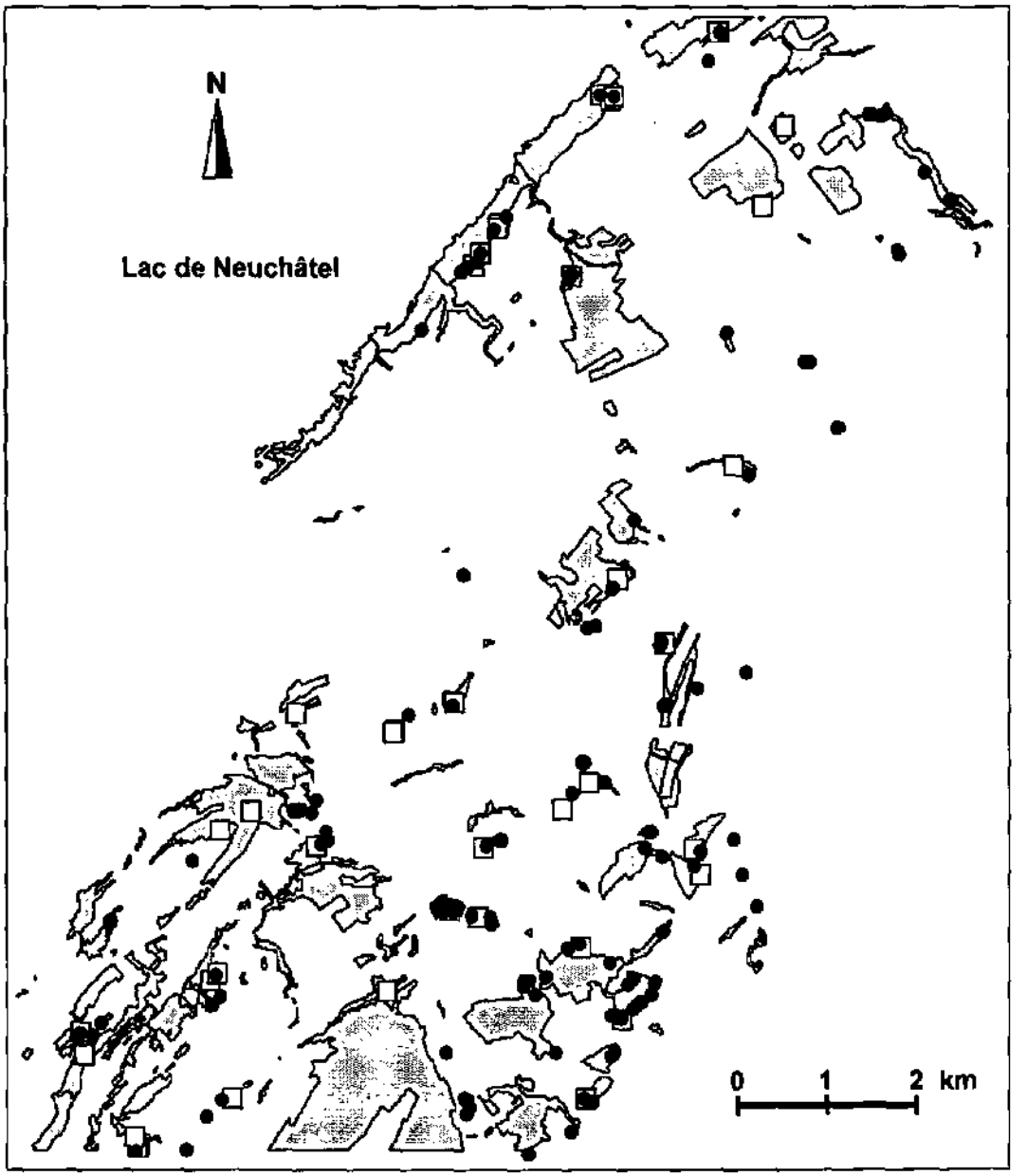


Figure 3.7. Distribution des 40 terriers principaux (grands carrés blancs) et des 140 terriers secondaires (petits ronds noirs) de renards dans le terrain d'étude de la Broye. Les zones grises correspondent aux surfaces boisées (haies non comprises).

Tableau 3.6. Types, nombre, pourcentage et densité des terriers dans le terrain d'étude (cohabitation entre blaireaux et renards non considérée). T = terrier, P = principal, S = secondaire, B = blaireau, R = renard.

Type de terrier	Nombre	Pourcentage	Densité
Terriers principaux de blaireaux (TPB)	26	20.8	0.38/km^2
Terriers secondaires de blaireaux (TSB)	99	79.2	1.46//km^2
Terriers de blaireau (TB)	**125**	**100**	**1.84/km^2**
Terriers principaux de renards (TPR)	40	23.5	0.59//km^2
Terriers secondaires de renards (TSR)	130	76.5	1.91//km^2
Terriers de renard (TR)	**170**	**100**	**2.50/km^2**

3.3.2. Caractériatiques des terriers et sélection de l'habitat

Ce chapitre se compose de trois parties. Nous exposons tout d'abord brièvement et de manière qualitative les différences observées entre les types de terriers. En nous fondant sur les résultats obtenus, nous présenterons ensuite les caractéristiques des terriers, en insistant alors, le cas échéant et de manière quantitative, sur les différences observées. Nous terminons ce chapitre par la présentation des résultats relatifs à la sélection de l'habitat par les blaireaux (et les renards).

Différences intra- et interspécifiques entre les catégories de terriers

Le tableau 3.7. présente une synthèse des valeurs moyennes obtenues pour l'ensemble des variables quantitatives et ordinales et pour chacun des types de terriers. Il est à vrai dire plutôt usuel de résumer les caractéristiques d'une variable ordinale au moyen de la médiane, d'autant que c'est justement ce descripteur qui est comparé dans le test de Mann-Whitney. Néanmoins, la moyenne a été choisie ici pour plus de commodité. Les comparaisons effectuées entre les différentes catégories de terriers et les résultats des tests statistiques associés sont quant à eux consignés dans le tableau 3.8. Notons que des statistiques descriptives détaillées sur les caractéristiques des différents types de terriers et des points aléatoires sont consignées dans les Annexes 1 à 8. Pour les raisons évoquées ci-après, les résultats relatifs aux 5 variables nominales seront présentés globalement sous forme graphique.

Autant chez le blaireau que chez le renard, des différences statistiquement significatives ont été observées entre les caractéristiques des terriers principaux (de mise bas) et des terriers secondaires. Ces différences concernent le nombre d'entrées, la longueur, la largeur et la surface des terriers, ainsi que la couverture arborescente et la couverture totale aux alentours des gîtes (aussi bien en hiver qu'au printemps). En revanche, aucune différence n'a été constatée quant au type d'habitat, à la structure

végétale (composition arborescente, essence principale), à la topographie (inclinaison, orientation, position des trous dans la pente), ou encore à l'éloignement des structures paysagères (lisière, route, chemin, maison, surfaces agricoles).

Une comparaison des caractéristiques des terriers des deux espèces s'est avérée plus délicate. En effet, en liaison avec la forte proportion de terriers utilisés à la fois par le blaireau et le renard (voir Chap. 3.3.1), les échantillons ne sont pas complétement indépendants. Nous avons tout de même décidé de présenter les résultats des tests statistiques, ne serait-ce qu'à titre indicatif. Ceux-ci révèlent que les caractéristiques des terriers des deux espèces sont similaires à bien des égards. Ainsi, aucune différence significative n'a été observée entre l'ensemble des TB et des TR, de même qu'entre les TSB et les TSR, que cela soit pour n'importe laquelle des variables étudiées. Seuls les TPB et les TPR se sont différenciés dans leur taille (nombre d'entrées, longueur, largeur, surface).

Au vu des nombreuses similitudes entre les terriers des blaireaux et des renards, nous avons choisi de présenter ci-après leurs caractéristiques en regroupant l'ensemble des terriers, et non de manière spécifique. Pour ces mêmes raisons, l'analyse de la sélection de l'habitat a été réalisée en considérant la totalité des terriers. En revanche, nous avons parfois présenté parallélement les données des terriers principaux et celles des terriers secondaires, de façon à illustrer graphiquement leurs similitudes, ou à l'inverse les quelques différences observées.

Caractéristiques et différences quantitatives entre les types de terriers

La grandeur des terriers recensés est très variable, comme l'indique la figure 3.10. Le nombre d'entrées par terrier varie ainsi entre 1 et 29, pour une moyenne de 3.65 ± 4.77 ($n = 194$). La majorité des terriers possède moins de 3 gueules (74.7%, $n = 145$), alors que seuls 11.9% ($n = 23$) en disposent de 8 et plus. Les 13.4% restants présentent entre 4 et 7 trous. Considérant l'ensemble des données, les terriers habités par les blaireaux ($\bar{x} = 4.69 \pm 5.61$, $n = 125$) possèdent plus d'entrées que les taniéres fréquentées par les renards ($\bar{x} = 3.95 \pm 5.02$, $n = 170$). Une analyse séparée des types de terriers révéle toutefois que la différence est en fait uniquement marquée pour les TPB ($\bar{x} = 13.08 \pm 6.39$, $n = 26$) qui présentent, en moyenne, plus de gueules que les TPR ($\bar{x} = 8.80 \pm 7.46$, $n = 40$). Aucune différence n'a en revanche été observée entre les TSB ($\bar{x} = 2.48 \pm 2.42$, $n = 99$) et les TSR ($\bar{x} = 2.46 \pm 2.58$, $n = 130$). Les valeurs fournies dans les tableau 3.7 révèlent que les mêmes tendances sont observées pour la largeur, la longueur et la surface des différents types de terriers. Pour autant que ces quatres variables soient proportionnelles au volume des galeries et des chambres, on retiendra également le fait que les terriers de mise bas des deux espèces sont beaucoup plus spacieux que les gîtes secondaires (test T de student, $p < 0.001$).

Tableau 3.7. Valeurs moyennes des variables étudiées sur les différents types de terriers dans le terrain d'étude. T = terrier, P = principal, S = secondaire, B = blaireau, R = renard, n = nombre de terriers étudiés.

Variables[1]	TB n = 125	TPB n = 26	TSB n = 99	TR n = 170	TPR n = 40	TSR n = 130
1. Entrées	4.69	13.08	2.48	3.95	8.80	2.46
2. Longueur (m)	10.53	31.48	5.13	8.63	20.50	4.91
3. Largeur (m)	4.48	12.48	2.41	3.73	8.35	2.29
4. Surface (m^2)	110.78	423.32	30.23	83.39	261.50	27.73
9. Inclinaison (%)	44.98	41.07	46.02	44.15	39.47	45.57
12. Arbres H	2.31	3.00	2.14	2.20	2.75	2.03
13. Arbustes H	1.20	1.36	1.16	1.20	1.35	1.15
14. Herbes H	1.13	1.04	1.16	1.18	1.13	1.20
15. Couverture H	4.64	5.40	4.45	4.58	5.23	4.38
16. Arbres P	3.15	3.92	2.94	3.00	3.83	2.74
17. Arbustes P	2.14	2.42	2.06	2.17	2.42	2.09
18. Herbes P	2.80	2.58	2.86	2.86	2.58	2.95
19. Couverture P	7.95	8.92	7.86	7.98	8.82	7.78
20. Lisière (m)	19.52	22.69	18.43	18.11	27.61	14.31
21. Route (m)	259.85	258.92	260.09	245.39	284.45	233.28
22. Chemin (m)	119.67	126.96	117.71	114.31	127.50	110.22
23. Habitation (m)	305.59	289.69	309.85	308.18	318.73	304.91
24. Maïs (m)	140.26	140.35	140.24	137.45	165.13	128.87
25. Blé (m)	107.96	128.31	102.51	114.50	131.15	109.34
26. Pré (m)	51.45	54.15	50.72	48.73	51.40	47.91

[1]Pour une question de place, la description des variables a dû être abrégée. Les numéros des variables correspondent toutefois à ceux du tableau 3.1. Les variables de type « nominal » ne sont pas présentées.

Tableau 3.8. Résultats des tests statistiques effectués pour comparer les différents types de terriers. Les variables quantitatives ont été examinées avec le test T de Student, les variables ordinales avec le test U de Mann-Whitney. H = hiver, P = printemps, T = terrier, P = principal, S = secondaire, B = blaireau, R = renard, n = nombre de terriers étudiés, * = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$, *** = $p < 0.001$, n.s. = non significatif.

Variables[1]	TB vs TR	TPB vs TSB	TPR vs TSR	TPB vs TPR	TSB vs TSR
1. Entrées	n.s.	***	***	*	n.s.
2. Longueur (m)	n.s.	***	***	*	n.s.
3. Largeur (m)	n.s.	***	***	*	n.s.
4. Surface (m^2)	n.s.	***	***	$p = 0.054$	n.s.
9. Inclinaison (%)	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
12. Arbres H	n.s.	**	**	n.s.	n.s.
13. Arbustes H	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
14. Herbes H	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
15. Couverture H	n.s.	*	*	n.s.	n.s.
16. Arbres P	n.s.	*	***	n.s.	n.s.
17. Arbustes P	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
18. Herbes P	n.s.	***	*	n.s.	n.s.
19. Couverture P	n.s.	*	*	n.s.	n.s.
20. Lisière (m)	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
21. Route (m)	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
22. Chemin (m)	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
23. Habitation (m)	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
24. Maïs (m)	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
25. Blé (m)	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
26. Pré (m)	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

[1]Pour une question de place, la description des variables a dû être abrégée. Les numéros des variables correspondent toutefois à ceux du tableau 3.1. Les variables de type « nominal » ne sont pas présentées.

Les tableaux 3.9 et 3.10 présentent les valeurs et les résultats des tests statistiques obtenus en considérant trois catégories totalement indépendantes de terriers: les terriers exclusivement utilisés par les blaireaux, les terriers uniquement exploités par des renards et les terriers mixtes (TM). Nos résultats montrent que les TM possèdent plus d'entrées, sont plus longs, plus larges et s'étendent sur une plus grande surface que les terriers exclusifs. La même constatation vaut lorsque les analyses sont répétées avec les terriers principaux. De plus, les TPB exclusifs sont plus spacieux que les TPR exclusifs. Aucune différence n'a en revanche été constatée entre les différentes catégories de terriers secondaires.

Tableau 3.9. Comparaison (moyenne ± écart-type) de la grandeur de différents types de terriers dans le terrain d'étude. T = terrier, M = mixte (blaireau et renard), P = principal, S = secondaire, B = blaireau, R = renard, n = nombre de terriers mesurés.

	Nombre d'entrées	Longueur (m)	Largeur (m)	Surface (m^2)
TM (n = 116)	4.94 ± 5.75	11.17 ± 14.24	4.72 ± 6.07	118.45 ± 232.32
TB (n = 9)	1.44 ± 0.53	1.50 ± 1.07	1.00 ± 0.00	1.50 ± 1.07
TR (n = 54)	1.83 ± 1.37	3.26 ± 3.73	1.65 ± 1.53	9.39 ± 18.96
TPM (n = 17)	15.53 ± 5.92	36.00 ± 14.68	14.29 ± 7.23	523.00 ± 323.83
TPB (n = 9)	8.44 ± 4.56	21.88 ± 9.73	8.63 ± 6.12	211.50 ± 215.50
TPR (n = 23)	3.83 ± 3.50	9.04 ± 9.58	3.96 ± 4.82	68.22 ± 128.04
TSM (n = 73)	2.27 ± 2.02	4.42 ± 5.73	2.08 ± 2.42	20.94 ± 52.93
TSB (n = 9)	1.44 ± 0.53	1.50 ± 1.07	1.00 ± 0.00	1.07 ± 0.38
TSR (n = 48)	1.63 ± 0.94	2.83 ± 3.09	1.54 ± 1.40	15.04 ± 2.17

Tableau 3.10. Résultats des tests statistiques (test T de Student) effectués pour comparer la grandeur de différents types de terriers dans le terrain d'étude. T = terrier, M = mixte (blaireau et renard), P = principal, S = secondaire, B = blaireau, R = renard, * = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$, *** = $p < 0.001$, n.s. = non significatif.

	Nombre d'entrées	Longueur (m)	Largeur (m)	Surface (m^2)
TM vs TB	*	*	*	*
TM vs TR	***	***	***	***
TB vs TR	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
TPM vs TPB	**	*	n.s.	*
TPM vs TPR	***	***	***	***
TPB vs TPR	**	**	**	**
TSM vs TSB	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
TSM vs TSR	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
TSB vs TSR	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

Les terriers ont été creusés majoritairement dans des zones boisées (80.8%, n = 98 ; Fig. 3.11), les lisières de forêts (Fig. 3.8) et les haies (43%, n = 83) étant les milieux les mieux représentés. Les zones boisées choisies pour l'installation des terriers sont largement dominées par des essences feuillues (82.6%, Fig. 3.12), principalement le hêtre (*Fagus sylvatica*) et le frêne (*Fraxinus excelsior* ; 47.8% ; Fig. 3.13). Les milieux riches en épineux sont quant à eux essentiellement composés d'épicéas (*Picea abies*). Le cinquième des gîtes situés en zone ouverte ont été le plus souvent creusés dans des talus herbeux, que cela soit au milieu de prairies et de pâturages (n = 20) ou en bordure de route (Fig. 3.9) et de rivière (n = 9). D'autres ont été excavés dans des remblais de ponts routiers (n = 2) ou de stands de tir (n = 3). Signalons pour l'anecdote que deux des terriers considérés correspondent à des buses d'écoulement, et que l'un des deux a servi de lieu de mise bas pour une renarde en 2002.

Nous soupçonnons que la plupart des terriers forestiers de grande taille, dont l'excavation nécessite une capacité de fouissage bien développée, de même que des gîtes plus modestes situés dans leurs environs, ont été construits à l'origine par des blaireaux. Ils auront par la suite été occupés de manière opportuniste par des renards, que cela soit en cohabitation avec les blaireaux, ou de manière exclusive suite à leur abandon par les mustélidés. Il est probable en revanche que d'autres petits terriers isolés, possédant de 1 à 3 gueules et situés dans des terrains meubles (sols sablonneux), résultent de l'activité de fouissage des renards. Pour preuve, des 26 terriers creusés durant la période d'étude, dont 14 localisés en milieu ouvert, 65.4% l'ont été par des renards, contre 35.6% par des blaireaux.

Les terriers étudiés sont principalement implantés dans des pentes (93.2%, n = 179 ; Fig. 3.14), d'inclinaison importante (63.4% des sites présentent une inclinaison comprise en 40 et 100%; Fig. 3.15), et d'orientation variable. Un grand nombre de sites sont toutefois orientés au Nord/Nord-Ouest (37.1%) ou, à l'inverse, au Sud/Sud-Est (29.2%; Fig. 3.16). Les entrées des terriers sont très souvent localisées en haut (24.7%) ou en milieu de pente (36.3%; Fig. 3.17).

Les terriers principaux (TPB et TPR) possédaient une plus grande couverture arborescente et une plus grande couverture globale que les terriers secondaires (TSB et TSR), ceci aussi bien en hiver qu'en avril-mai, lors de la période d'émergence des jeunes (Mann-Whithney, $p < 0.05$; Tabl. 3.7 et 3.8, Fig. 3.18 et 3.19). Par ailleurs, la couverture herbeuse s'est révélée plus importante au printemps autour des terriers secondaires qu'à proximité des terriers principaux.

A une exception près, et en moyenne, la distance minimale séparant les terriers principaux des différents types de structures paysagères considérées est plus grande que la distance séparant les terriers secondaires de la lisière, des cultures, du pré, du chemin, de la route ou de l'habitation la plus proche (Fig. 3.20). Néanmoins, les différences effectives observées sont faibles, variant entre 0 et 51 m seulement, et ne sont pas statistiquement significatives (test T de Student, $p > 0.05$; Tabl. 3.7 et 3.8, Fig. 3.20 et 3.21). Dans le cas du renard, il est toutefois bon de mentionner que les TPR ($\bar{x} = 27.61 \pm 42.36$, n = 40) étaient deux fois plus éloignés de la lisière que les TSR ($\bar{x} = 14.31 \pm 16.63$, n = 130; test T de Student, $p = 0.07$).

Figure 3.8. Terrier principal de blaireau et de renard (« Ménières ») situé en lisière de forêt.

Figure 3.9. Terrier secondaire de blaireau creusé au bas d'un talus de route (Montet, FR).

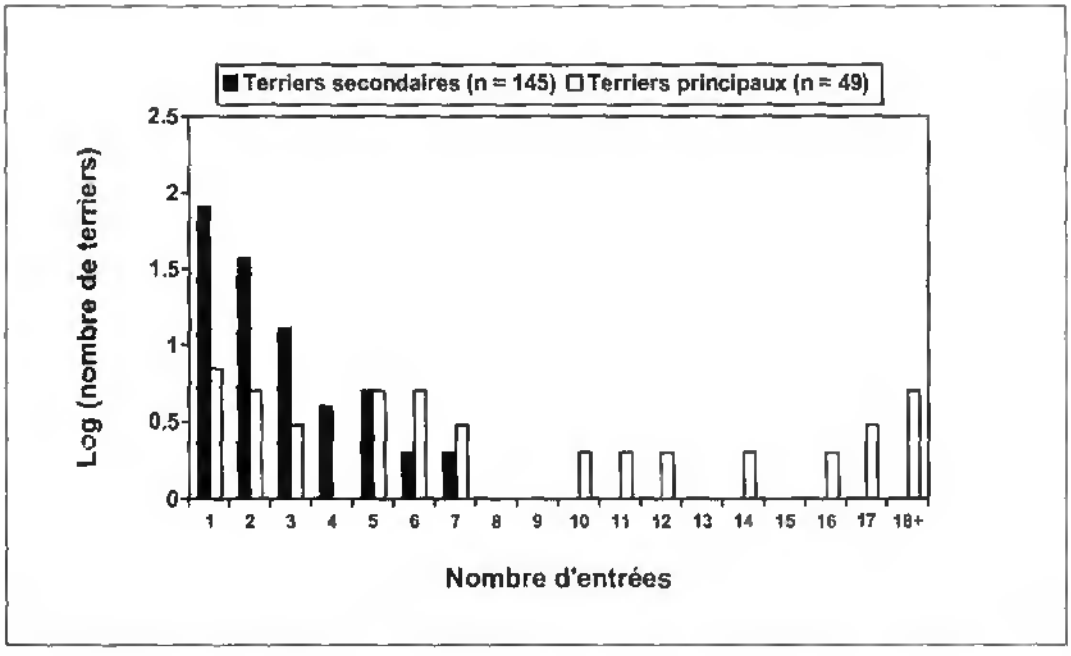


Figure 3.10. Répartition du logarithme décimal du nombre de terriers de blaireaux et de renards (n = 194) en fonction du nombre d'entrées.

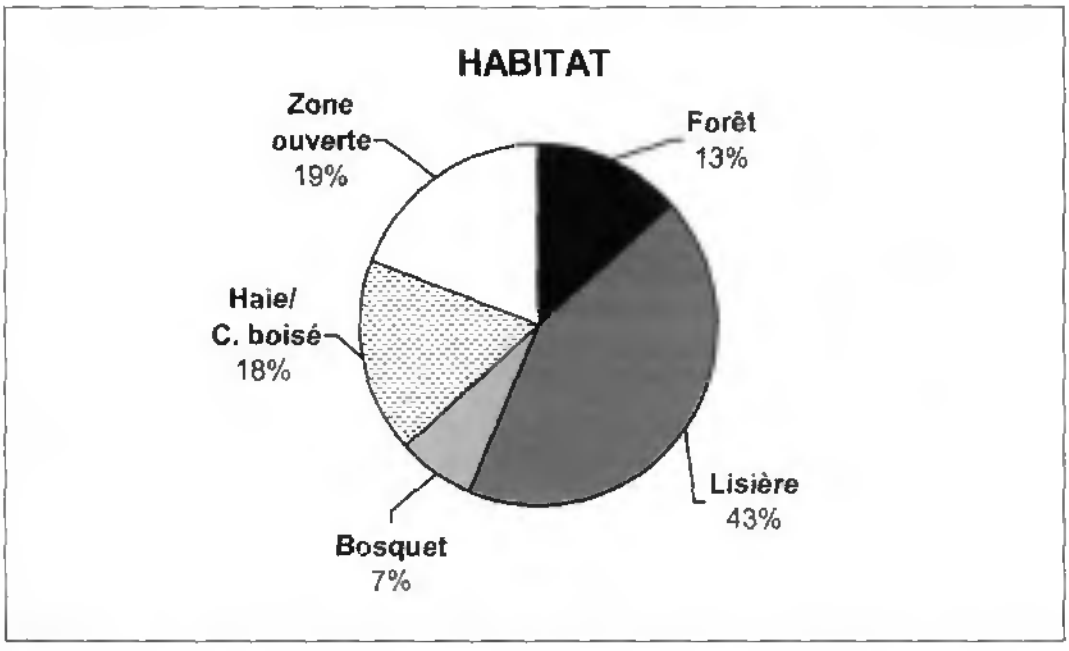


Figure 3.11. Répartition du nombre de terriers de blaireaux et de renards (n = 193) en fonction du type d'habitat. Aucune différence significative n'a été enregistrée entre les différentes catégories de terriers (Chi carré).

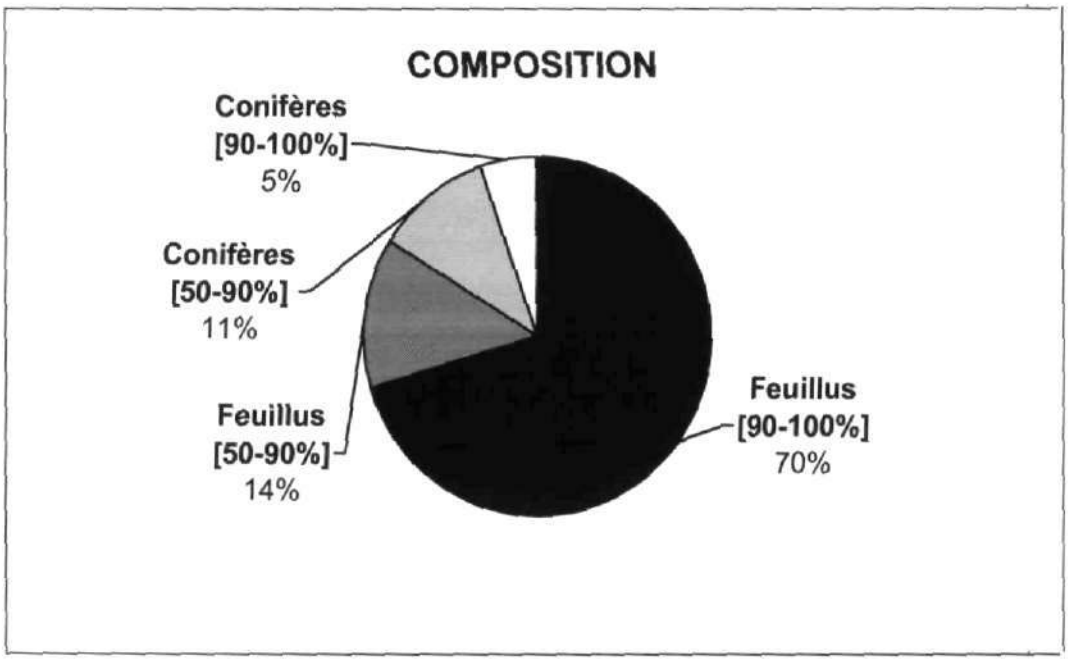


Figure 3.12. Répartition du nombre de terriers de blaireaux et de renards situés en zone boisée (n = 168) en fonction de la composition feuillus/conifères. Aucune différence significative n'a été enregistrée entre les différentes catégories de terriers (Chi carré).

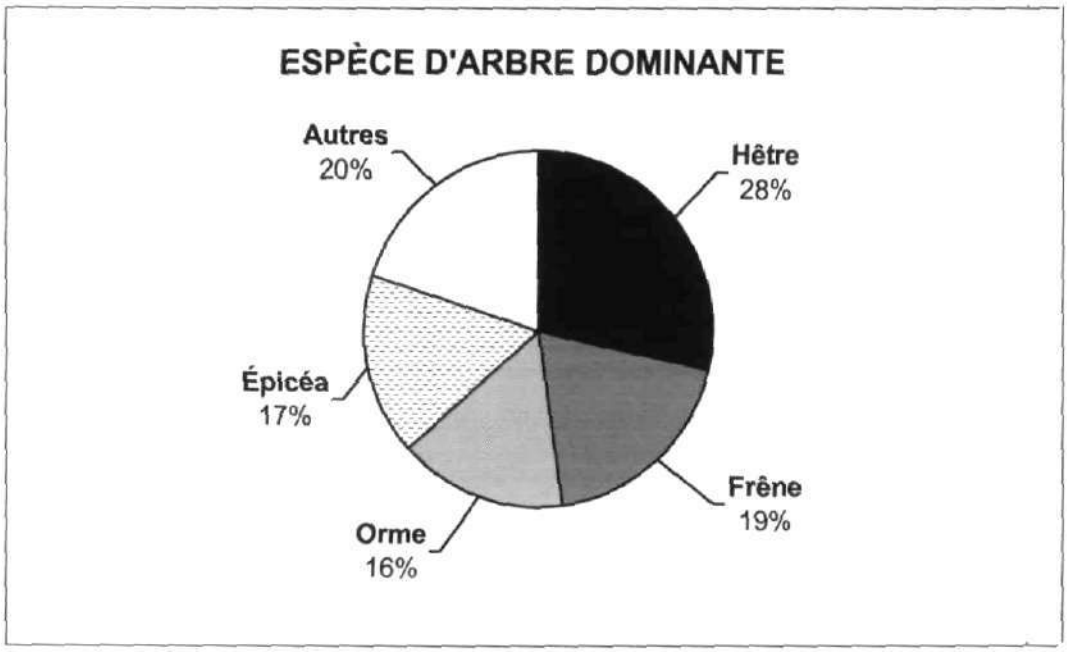


Figure 3.13. Répartition du nombre de terriers de blaireaux et de renards situés en zone boisée (n = 161) en fonction de l'espèce d'arbre dominante. Aucune différence significative n'a été enregistrée entre les différentes catégories de terriers (Chi carré).

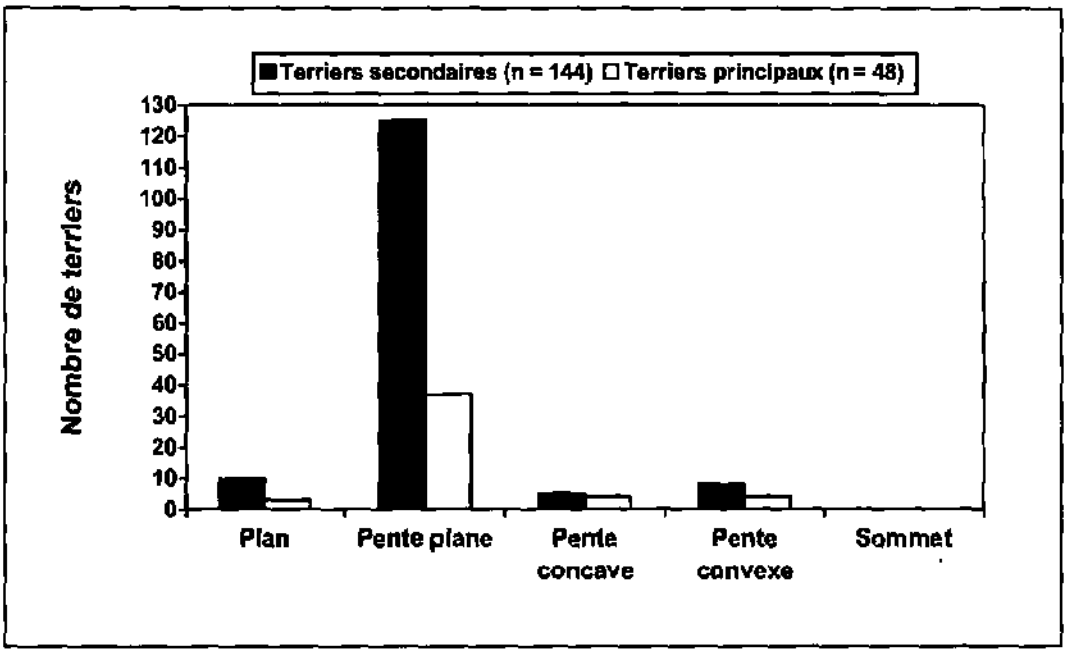


Figure 3.14. Répartition du nombre de terriers de blaireaux et de renards (n = 192) en fonction du type de relief. Aucune différence significative n'a été enregistrée entre les différentes catégories de terriers (Chi carré).

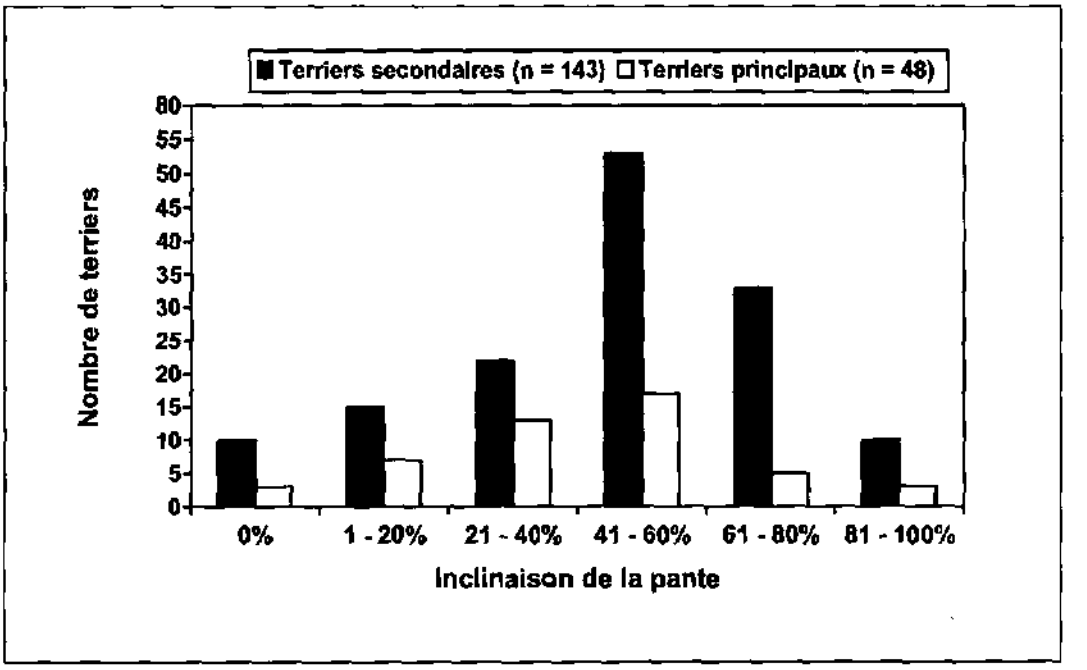


Figure 3.15. Répartition du nombre de terriers de blaireaux et de renards (n = 191) en fonction de l'inclinaison de la pente. Aucune différence significative n'a été enregistrée entre les différentes catégories de terriers (Chi carré).

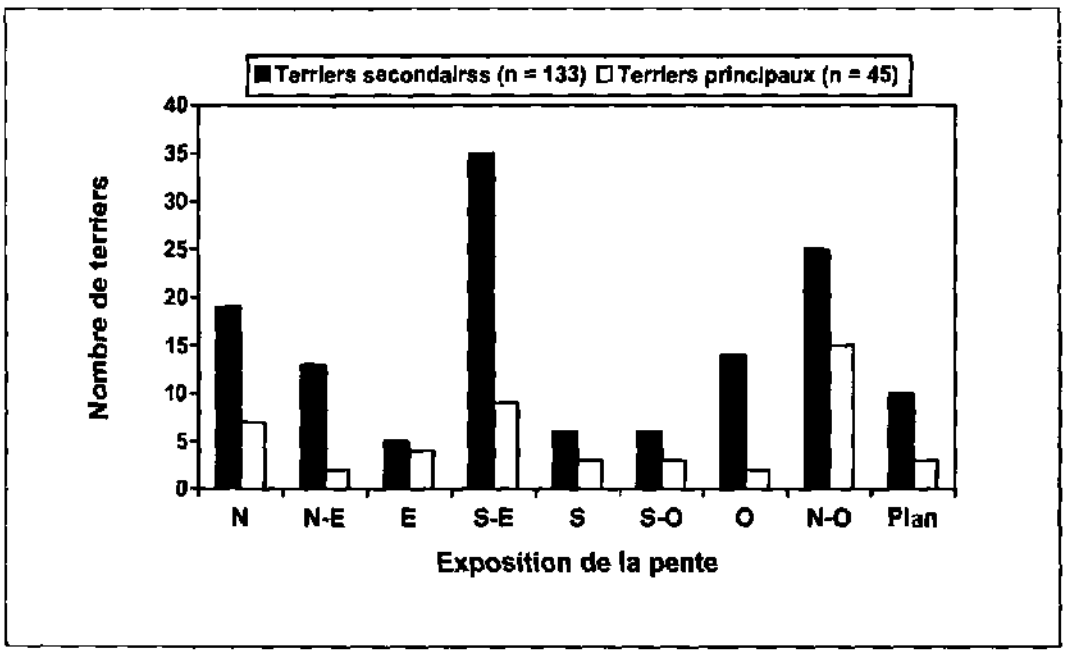


Figure 3.16. Répartition du nombre de terriers de blaireaux et de renards situés en pente (n = 191) en fonction de l'orientation de la pente. Aucune différence significative n'a été enregistrée entre les différentes catégories de terriers (Chi carré).

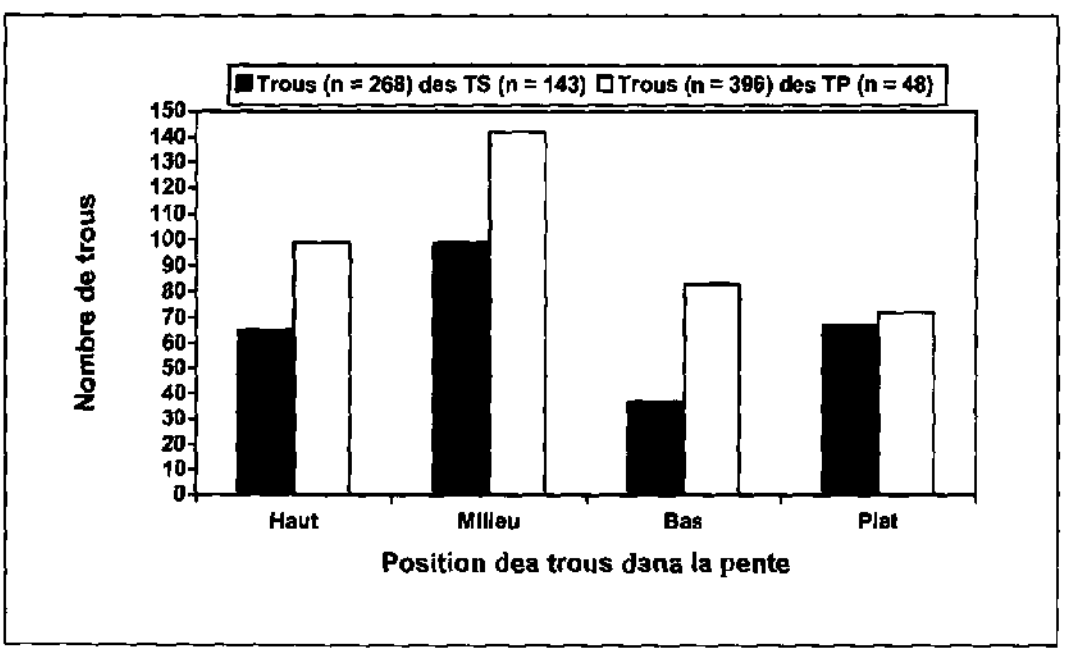


Figure 3.17. Répartition des trous (n = 664) des terriers principaux (TP) et secondaires (TS) de blaireaux et de renards en fonction de leur position dans la pente. Aucune différence significative n'a été enregistrée entre les différentes catégories de terriers (Chi carré).

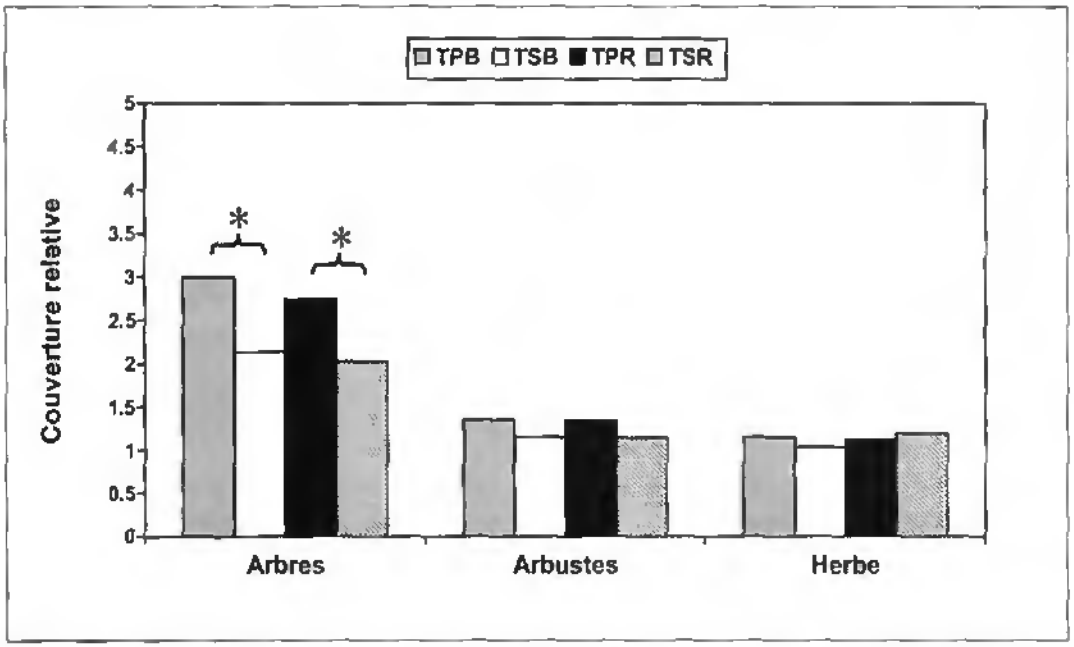


Figure 3.18. Couverture végétale moyenne autour de différentes catégories de terriers durant l'hiver (janvier 2003). TPB : terrier principal de blaireau (n = 25) ; TSB : terrier secondaire de blaireau (n = 96) ; TPR : terrier principal de renard (n = 40) ; TSR : terrier secondaire de renard (n = 126). * = différences significatives à $p < 0.05$ (Mann-Whitney).

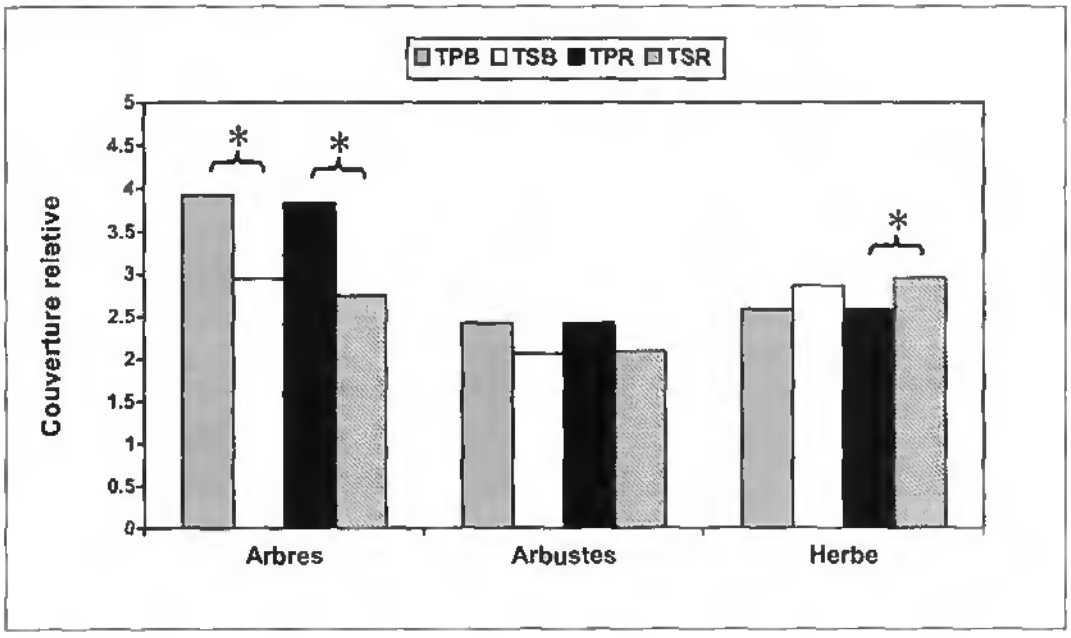


Figure 3.19. Couverture végétale moyenne autour de différentes catégories de terriers durant le printemps (avril-mai 2003). TPB : terrier principal de blaireau (n = 26) ; TSB : terrier secondaire de blaireau (n = 97) ; TPR : terrier principal de renard (n = 40) ; TSR : terrier secondaire de renard (n = 129). * = différences significatives à $p < 0.05$ (Mann-Whitney).

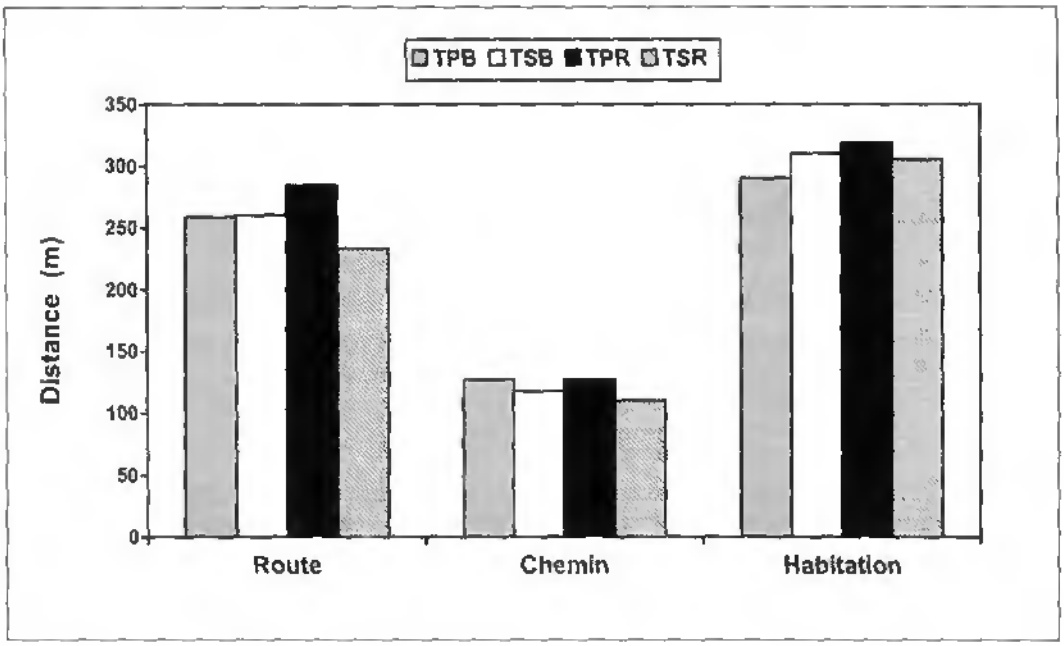


Figure 3.20. Distance moyenne séparant différentes catégories de terriers de la route, du chemin et de l'habitation la plus proche. TPB : terrier principal de blaireau (n = 26) ; TSB : terrier secondaire de blaireau (n = 97) ; TPR : terrier principal de renard (n = 40) ; TSR : terrier secondaire de renard (n = 129). Aucune différence significative n'a été enregistrée.

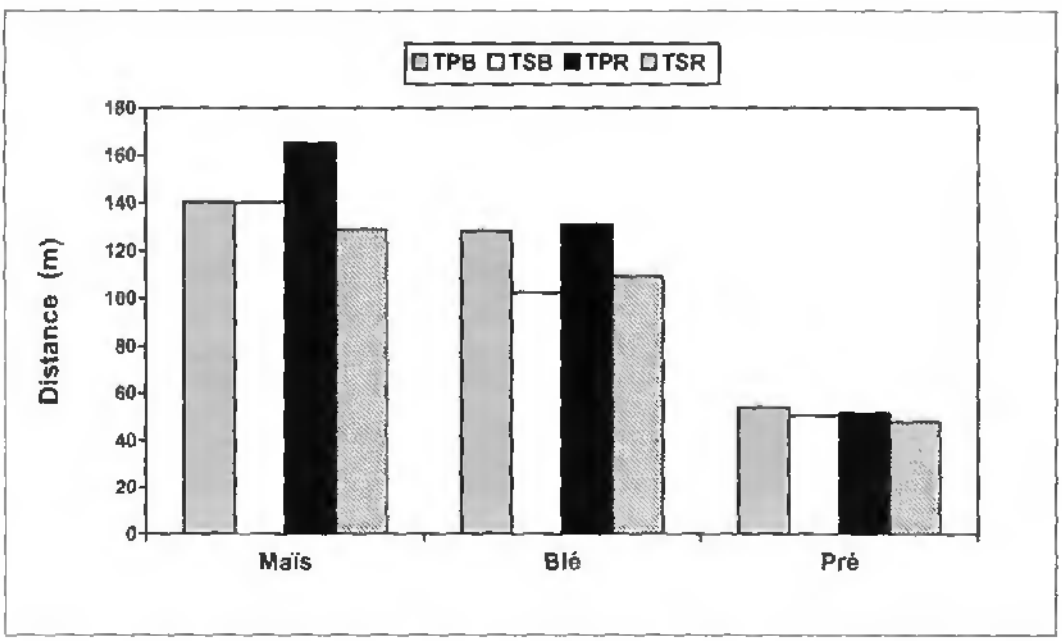


Figure 3.21. Distance moyenne séparant différentes catégories de terriers du champ de maïs, du champ de blé et du pré le plus proche. TPB : terrier principal de blaireau (n = 26) ; TSB : terrier secondaire de blaireau (n = 97) ; TPR : terrier principal de renard (n = 40) ; TSR : terrier secondaire de renard (n = 129). Aucune différence significative n'a été enregistrée.

Tout comme c'était déjà le cas pour les catégories « non indépendantes » (cohabitation non considérée) de terriers, aucune différence n'a été trouvée entre les différents types de terriers « indépendants » (blaireau exclusif, renard exclusif, mixte) pour l'ensemble des données écologiques et topographiques, et ceci quel que soit le collectif étudié (tous les terriers, terriers principaux, terriers secondaires; Kruskal-Wallis, $p > 0.05$). La seule exception concerne la distance séparant les terriers de reproduction de la prochaine route. En effet, les terriers principaux mixtes sont plus proches d'une route (207.47 m ± 122.70, n = 17) que les terriers utilisés pour la mise bas par une seule espèce (blaireau : 356.11 m ± 194.40, n = 9, Mann-Whitney, $p < 0.05$; renard : 341.35 m ± 139.78, n = 23, $p < 0.01$).

Pour terminer, soulignons que la distance moyenne au plus proche terrier principal de la même espèce s'élève à 1'070.1 ± 93.3 m pour les TPB (n = 26), et à 505.4 ± 55.3 m pour les TPR (n = 40). Un test de simulation conduit avec le programme Biotas révèle que les TPB sont arrangés de manière uniforme (distance attendue : 822.2 m, Z = 2.66, $p < 0.01$), alors que les TPR ne se démarquent tout juste pas d'une distribution aléatoire (distance attendue : 610.5 m, Z = -1.90, p = 0.06).

Sélection de l'habitat

L'étude de la sélection de l'habitat a été réalisée successivement 1) avec tous les terriers (n = 189), 2) avec les terriers de blaireaux (n = 121), puis 3) avec les terriers de renards (n = 166). Les résultats obtenus étant similaires pour l'ensemble des collectifs étudiés, nous présentons ici les valeurs relatives à la totalité des gîtes souterrains. La figure 3.22 montre la distribution de l'ensemble des terriers (« demande ») et des localisations aléatoires (échantillon considéré comme représentatif de l'« offre ») inspectés. Les tableaux 3.11 et 3.12 fournissent quant à eux les résultats des différents tests conduits pour étudier la sélection potentielle des sites des terriers. Comme on peut le constater, blaireaux et renards ont plusieurs préférences à cet égard.

En matière d'habitat, les lisières et les haies sont activement sélectionnées, alors que les zones ouvertes et habitées sont évitées. Les sites boisés composés de plus de 90% de feuillus seraient préférés à ceux comprenant aussi de 10 à 40% de conifères. Ces résultats doivent toutefois être considérés avec une certaine prudence, car le nombre de points aléatoires situés en zone boisée était très modeste (n = 34) et ne représente peut-être pas dans ce cas fidèlement la disponibilité. Les terrains plats sont délaissés, alors que les pentes planes présentant une déclivité de plus de 40% sont fortement sélectionnées. Le nombre élevé de terriers exposés au Sud-Est (n = 44) et au Nord-Ouest (n = 40) correspond à la plus grande disponibilité de zones exposées dans ces directions, alors que les sites, moins nombreux (n = 25), dirigés vers l'Ouest et le Sud-Ouest, pourraient être révélateurs d'une légère préférence des animaux pour ces orientations. Les terriers sont significativement mieux protégés par la couverture végétale que les localisations aléatoires, et ce ceci aussi bien en hiver qu'en été. En revanche, aucune différence n'a été observée pour les distances jusqu'aux prochaines structures paysagères (lisière, route, chemin, habitation).

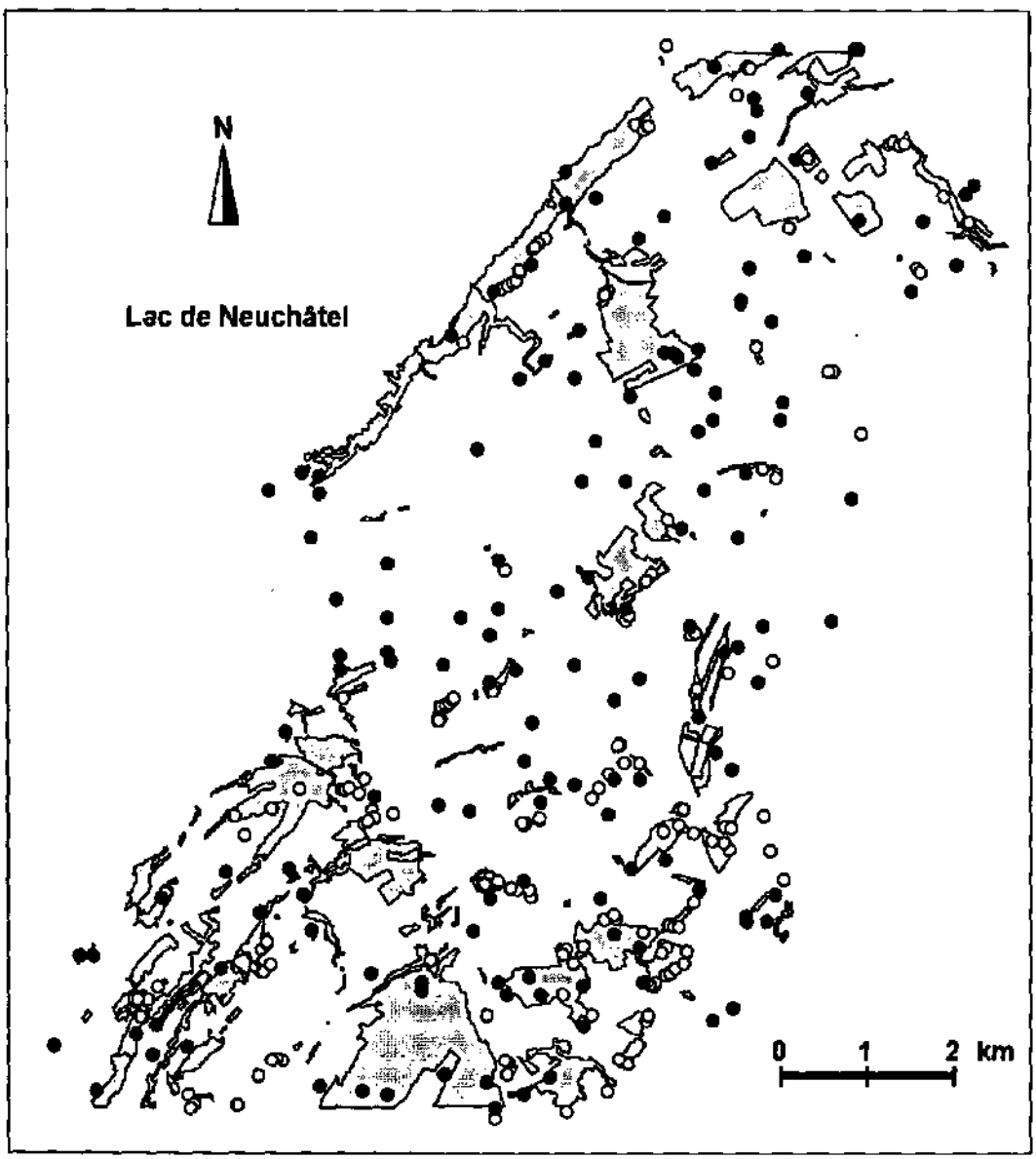


Figure 3.22. Distribution des 194 terriers de blaireaux et de renards (ronds blancs) recensés dans la Broye ainsi que des 150 localisations aléatoires (ronds noirs) utilisées pour étudier la sélection de l'habitat. Les zones grises correspondent aux surfaces boisées (haies non comprises).

Tableau 3.11. Sélection des sites d'emplacement des terriers. L'indépendance entre la distribution du nombre de terriers attendus et celle du nombre de terriers observés pour une variable nominale particulière a été testée avec le Chi carré d'ajustement. L'indice de sélection d'Ivlev *D* (voir p. 44) a ensuite été appliqué pour savoir si une classe nominale particulière était sélectionnée ou évitée (valeurs > |0.6| signalées en gras). P_{obs} = nombre de points aléatoires observés dans la *i*-ème classe, p_i = proportion de points aléatoires observés dans la *i*-ème classe, T_{att} = nombre de terriers attendus dans la *i*-ème classe, T_{obs} = nombre de terriers observés dans la *i*-ème classe, r_i = proportion de terriers observés dans la *i*-ème classe, * = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$, *** = $p < 0.001$, d.l. = degrés de liberté (test du Chi carré).

Variables	Points aléatoires			Terriers			*D*
	P_{obs}	p_i		T_{att}	T_{obs}	r_i	
5. Habitat (d.l. = 4; *)**	**150**	**1.000**		192	192	**1.000**	
Forêt / Bosquet	15	0.100		19	33	0.172	0.30
Lisière	16	0.107		20	88	0.458	**0.75**
Haie / Cordon boisé	5	0.033		6	34	0.177	**0.72**
Zone ouverte	105	0.700		134	37	0.193	**-0.81**
Zone habitée	9	0.060		12	0	0.000	**-1.00**
6. Composition (d.l. = 3; *)**	**34**	**1.000**		**166**	**166**	**1.000**	
Feuillus 90-100%	8	0.235	0	39	117	0.705	**0.77**
Feuillus 50-90%	15	0.441		73	22	0.133	**-0.68**
Conifères 50-90%	8	0.235		39	18	0.108	-0.43
Conifères 90-100%	3	0.088		15	9	0.054	-0.26
8. Relief (d.l. = 2; *)**	**150**	**1.000**		**190**	**190**	**1.000**	
Plan	67	0.447		85	12	0.063	**-0.85**
Pente plane	74	0.493		94	161	0.847	**0.70**
Pente concave ou convexe	9	0.060		11	17	0.089	0.21
9. Inclinaison (d.l. = 3; *)**	**150**	**1.000**		**189**	**189**	**1.000**	
0%	67	0.447		84	12	0.063	**-0.85**
1-20%	69	0.460		87	22	0.116	**-0.73**
20-40%	7	0.047		9	35	0.185	**0.65**
40% et plus	7	0.047		9	120	0.635	**0.95**
10. Orientation (d.l. = 7; *)**	**150**	**1.000**		**189**	**189**	**1.000**	
Nord	12	0.080		15	26	0.138	0.29
Nord-Est	12	0.080		15	15	0.079	0.00
Est	4	0.027		5	9	0.048	0.29
Sud-Est	21	0.140		26	44	0.233	0.30
Sud	13	0.087		16	18	0.095	0.05
Sud-Ouest et Ouest	5	0.033		6	25	0.132	**0.63**
Nord-Ouest	16	0.107		20	40	0.212	0.38
Plan	67	0.447		84	12	0.063	**-0.85**

[1]Pour une question de place, la description des variables a dû être abrégée. Les numéros des variables correspondent à ceux du tableau 3.1.

Tableau 3.12. Valeurs moyennes, écarts-types et résultats des tests statistiques effectués pour étudier la sélection des sites d'emplacement des terriers. Les variables quantitatives ont été examinées avec le test T de Student, les variables ordinales avec le test U de Mann-Whitney. H = hiver, P = printemps, n = nombre de terriers ou de points aléatoires étudiés, $\bar{x}$ = moyenne de l'échantillon, s = écart-type de l'échantillon, p = probabilité, * = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$, *** = $p < 0.001$, n.s. = non significatif.

Variables[1]	Points aléatoires			Terriers			p
	n	$\bar{x}$	s	n	$\bar{x}$	s	
9. Inclinaison (%)	150	6.40	13.00	189	45.06	23.40	***
12. Arbres H	150	0.69	1.14	189	2.28	1.26	***
13. Arbustes H	150	0.44	0.73	189	1.20	0.72	***
14. Herbes H	150	0.55	0.79	189	1.17	0.50	***
15. Couverture H	150	1.69	2.24	189	4.66	1.87	***
16. Arbres P	150	1.04	1.64	192	3.02	1.60	***
17. Arbustes P	150	0.91	1.30	192	2.17	1.01	***
18. Herbes P	150	2.73	1.91	192	2.85	1.05	n.s.
19. Couverture P	150	4.67	3.41	192	8.04	2.19	***
20. Lisière (m)	15	53.00	80.15	153	18.30	27.69	n.s.
21. Route (m)	148	283.18	256.48	189	248.97	162.27	n.s.
22. Chemin (m)	146	99.79	87.52	189	112.11	82.93	n.s.
23. Habitation (m)	150	290.76	222.48	189	299.70	139.85	n.s.

[1]Pour une question de place, la description des variables a dû être abrégée. Les numéros des variables correspondent à ceux du tableau 3.1.

3.3.3. Utilisation des terriers basée sur la présence d'indices

Entre janvier 2001 et décembre 2002, nous avons effectué 2'620 visites (1'266 en 2001 et 1'354 en 2002) d'un maximum de 122 terriers différents dans le cadre des relevés bimensuels d'indices. Ceci nous a amené à inspecter et classifier 13'856 entrées (6'855 en 2001 et 7'001 en 2002). Le tableau 3.13 fournit des données précises quant au nombre et aux types de terriers visités lors de chaque session. En 2001, on remarquera qu'aucune tournée n'a pu être effectuée à la fin de la première quinzaine de juin et de septembre, alors que la cassette contenant les données relatives à la deuxième moitié du mois de juillet a été malencontreusement perdue. Pour l'année 2002, aucune visite n'a pu être effectuée pendant les premières moitiés des mois de mai, juin et juillet. Notons finalement que trois tournées ont été réalisées avec des conditions météorologiques particulières qui ont peut-être biaisé quelque peu nos résultats. En

effet, à la fin du mois de février 2001 (F2), la légère couche de neige tombée dans la matinée précédent l'une de nos journées d'inspection nous a empêché de détecter des indices tels que poils, traces ou grattis. À l'inverse, la neige tombée quelques jours avant notre passage lors de la tournée de mi-décembre 2001 (D1) a significativement facilité la détection des traces et/ou augmenté leur densité par rapport à des conditions « normales ». Finalement, le mois de décembre 2002 a été particulièrement pluvieux, ce qui semble, comme nous le verrons plus loin, avoir eu une influence sur le comportement des blaireaux.

Nous présentons tout d'abord de manière détaillée les résultats obtenus en 2001, car ceux-ci, à notre avis plus représentatifs, ont été récoltés selon un protocole de suivi plus rigide et constant (voir Chap. 3.2.3). Nous réaliserons ensuite une analyse comparative afin de mettre en évidence les similitudes et les différences quant aux patrons observés en 2001 et 2002. Soulignons toutefois qu'afin de faciliter les comparaisons visuelles, les graphiques annuels sont toujours présentés en paralléle (2001 en haut et 2002 en bas en de page). Le nom des variables concernées par les descriptions est donné à chaque fois entre parenthéses (voir aussi Tabl. 3.3, p. 41).

Évolution ennuelle de l'utilisation des terriers en 2001

Durant l'année 2001, les blaireaux et les renards ont utilisé en moyenne 63.8% des terriers (TUTIL) disponibles dans la quinzaine précédant chaque tournée bimensuelle, effectuant des creusages à 16.0% d'entre eux (TCREUSE). Nous avons cependant enregistré des variations au fil des mois (Fig. 3.23). Le nombre de terriers utilisés est maximum en hiver, avec un pic au début du mois de janvier (80.3%). Durant le printemps, l'utilisation des gîtes diminue légèrement mais progressivement jusqu'à atteindre un minimum au mois de juin (42.6%). La tendance inverse est dés lors observée, avec une augmentation progressive de la fréquentation des terriers jusqu'au début de l'hiver (68.7%). La courbe liée à l'activité de creusage est beaucoup plus marquée. On enregistre un pic net à la fin du mois d'avril, où 33.9 % des terriers présentent au moins une gueule creusée. Une deuxiéme période prolongée de travaux de terrassement prend quant à elle place de début juillet à fin octobre, avec un pic à la fin du mois de septembre (28.4%). À l'inverse, la présence de terre excavée est très rare de fin mai à fin juin, et est nulle en décembre.

L'évolution du pourcentage de sorties empruntées (UTILISEE) ou creusées (CREUSEE) par les animaux au cours de l'année 2001 (Fig. 3.25) ne se démarque pas fondamentalement du patron décrit ci-dessus. On peut toutefois relever deux points importants. Premièrement, contrairement à ce qui a été observé pour la fréquentation des terriers, le pourcentage d'entrées utilisées au printemps (50.9% en moyenne) est beaucoup plus élevé qu'en automne (36.7%), la moyenne annuelle s'élevant à 43.5%. Deuxièmement, la courbe du pourcentage de trous creusés confirme la prépondérance de l'activité de terrassement de début avril à mi-mai (en moyenne 10.4% de trous creusés). En revanche, même si la figure 3.23 indiquait que celle-ci était à nouveau très fréquente dés le mois de juillet, son importance réelle en terme du pourcentage de trous creusés n'est vraiment conséquente que de fin août à fin septembre, où une

moyenne de 11.55% d'entrées ont été excavées. Cette dernière valeur est deux fois plus élevée que la moyenne annuelle (5.7%).

Les figures 3.27 et 3.29 correspondent à une étape plus détaillée de l'analyse de l'occupation des terriers par le blaireau et le renard, puisqu'elles tiennent compte des deux grandes catégories de terriers: les principaux et les secondaires. Chez le blaireau, les gîtes principaux (TPBU) sont utilisés de manière importante tout au long de l'année (moyenne annuelle: 78.1%). On dénote toutefois une baisse significative de leur occupation de mi-mai à mi-juillet (60.0% en moyenne), ainsi qu'au début de l'année. Les terriers secondaires (TSBU) sont quant à eux fréquentés de façon beaucoup plus discrète de janvier à décembre (moyenne annuelle: 14.2%). Pour le cas du renard, les deux courbes sont largement plus « accidentées ». Les terriers principaux (TPRU) sont occupés essentiellement en hiver et au printemps (moyenne annuelle: 40.6%). On enregistre une évolution similaire au niveau des terriers secondaires (TSRU), en soulignant toutefois que leur pourcentage d'occupation est beaucoup plus faible (moyenne annuelle: 25.0%).

Les figures 3.31, 3.33 et 3.35 illustrent les résultats obtenus en nous focalisant cette fois-ci non pas sur la catégorie de terriers, mais sur les espèces en elles-même, avec notamment la possibilité de prendre en compte, lors de chaque visite, l'intensité d'utilisation des terriers: continue, ponctuelle ou nulle (courbe « intensité »). Autant les courbes du blaireau (BUTIL; Fig. 3.31) que celles du renard (RUTIL; Fig. 3.33) présentent des pics marqués lors de la période de rut et de mise bas et d'élevage des jeunes. La courbe d'intensité relative à l'utilisation du terrier par une espèce indéterminée (INCUTIL; Fig. 3.35) connaît à l'inverse une baisse significative au printemps et un pic en été et en hiver. Ceci nous indique qu'il est rare de ne pas pouvoir identifier l'occupant d'un terrier spécifique au printemps (indices importants lors de la présence des jeunes), alors qu'à l'inverse des difficultés peuvent apparaître en été (utilisation sporadique des gîtes souterrains, notamment par le renard) et en hiver (réduction de l'activité des blaireaux).

Évolution annuelle de l'utilisation des terriers en 2002

Les données récoltées au cours de l'année 2002 se démarquent-elles des patrons observés en 2001 ? Une analyse comparative de l'évolution annuelle des courbes pour les 11 paramètres décrits ci-dessus montre que seul l'un d'entre eux (RUTIL; Fig. 3.33 vs Fig. 3.34) connaît une évolution exactement similaire entre 2001 et 2002, ceci aussi bien au niveau de la fréquence (Spearman, $r_s = 0.869$, $p < 0.001$) que de l'intensité ($r_s = 0.930$, $p < 0.001$). En nous basant uniquement sur ces résultats, nous sommes donc amené à conclure que la majorité des patrons observés ne sont pas statistiquement identiques. Toutefois, le comportement d'un animal étant soumis à l'influence de nombreux facteurs, il faut s'attendre à ce que de petites variations mensuelles « altèrent » rapidement le degré de signification d'un test d'association. Une approche plus visuelle, en comparant les graphiques par couples, nous permet de nous rendre compte qu'une grande majorité des informations obtenues et décrites pour l'année 2001 sont également « lisibles » sur les graphiques de l'année 2002.

Tableau 3.13. Catégories et nombre de terriers visités en 2001 et 2002 lors des différentes tournées bimensuelles. T = terrier, P = principal, S = secondaire, B = blaireau, R = renard, R1 = rapport TSB sur TPB, R2 = rapport TSR sur TPR, NTT = nombre total de terriers visités.

Mois	2001						2002						NTT
	TPB	TSB	R1	TPR	TSR	R2	TPB	TSB	R1	TPR	TSR	R2	
J1	13	27	2.08	19	22	1.16	18	56	3.11	32	50	1.56	124
J2	14	28	2.00	20	24	1.20	9	41	4.56	19	37	1.95	100
F1	15	29	1.93	22	25	1.14	19	56	2.95	32	52	1.63	131
F2	15	32	2.13	22	28	1.27	12	47	3.92	21	45	2.14	116
M1	15	32	2.13	22	28	1.27	19	55	2.89	32	51	1.59	133
M2	14	31	2.21	21	27	1.29	11	46	4.18	21	42	2.00	111
A1	15	31	2.07	22	27	1.23	20	59	2.95	33	54	1.64	136
A2	16	37	2.31	23	33	1.43	10	35	3.50	18	33	1.83	107
M1	16	38	2.38	25	33	1.32	–	–	–	–	–	–	58
M2	16	39	2.44	24	35	1.46	15	52	3.47	24	51	2.13	134
J1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0
J2	17	40	2.35	26	35	1.35	16	41	2.56	29	39	1.34	130
J1	17	41	2.41	27	35	1.30	–	–	–	–	–	–	62
J2	–	–	–	–	–	–	21	59	2.81	32	60	1.88	92
A1	17	34	2.00	26	29	1.12	10	34	3.40	16	39	2.44	110
A2	18	47	2.61	29	43	1.48	15	37	2.47	22	39	1.77	133
S1	–	–	–	–	–	–	22	66	3.00	36	72	2.00	108
S2	18	49	2.72	30	44	1.47	10	23	2.30	15	25	1.67	114
O1	18	45	2.50	28	42	1.50	10	27	2.70	15	31	2.07	116
O2	18	46	2.56	30	42	1.40	10	26	2.60	16	29	1.81	117
N1	18	49	2.72	31	44	1.42	8	14	1.75	8	14	1.75	97
N2	18	47	2.61	31	42	1.35	10	25	2.50	15	27	1.80	115
D1	18	49	2.72	32	43	1.34	18	50	2.78	29	56	1.93	160
D2	18	49	2.72	31	44	1.42	10	24	2.40	15	26	1.73	116
Total	344	820	2.38	541	725	1.34	293	873	2.98	480	872	1.82	2620

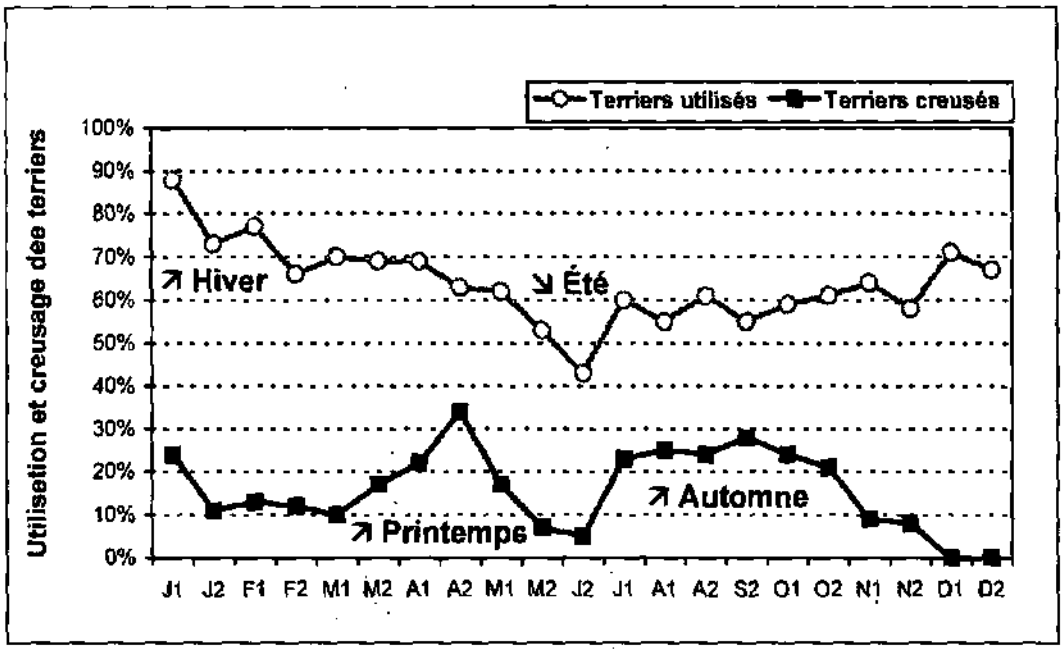


Figure 3.23. Pourcentage de terriers utilisés ou creusés au cours de l'année 2001.

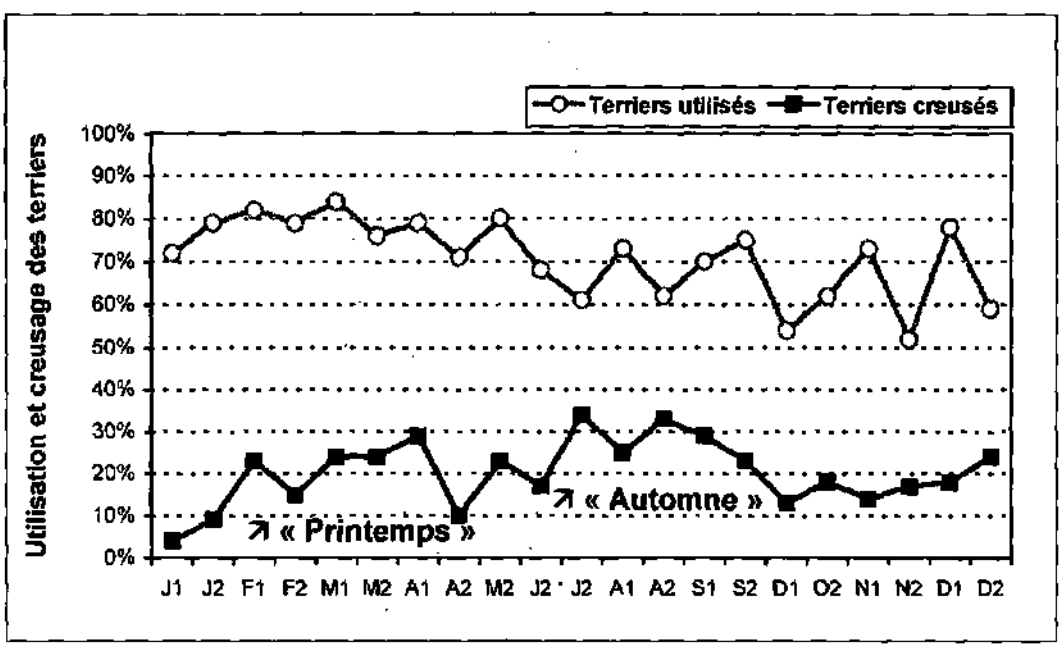


Figure 3.24. Pourcentage de terriers utilisés ou creusés au cours de l'année 2002.

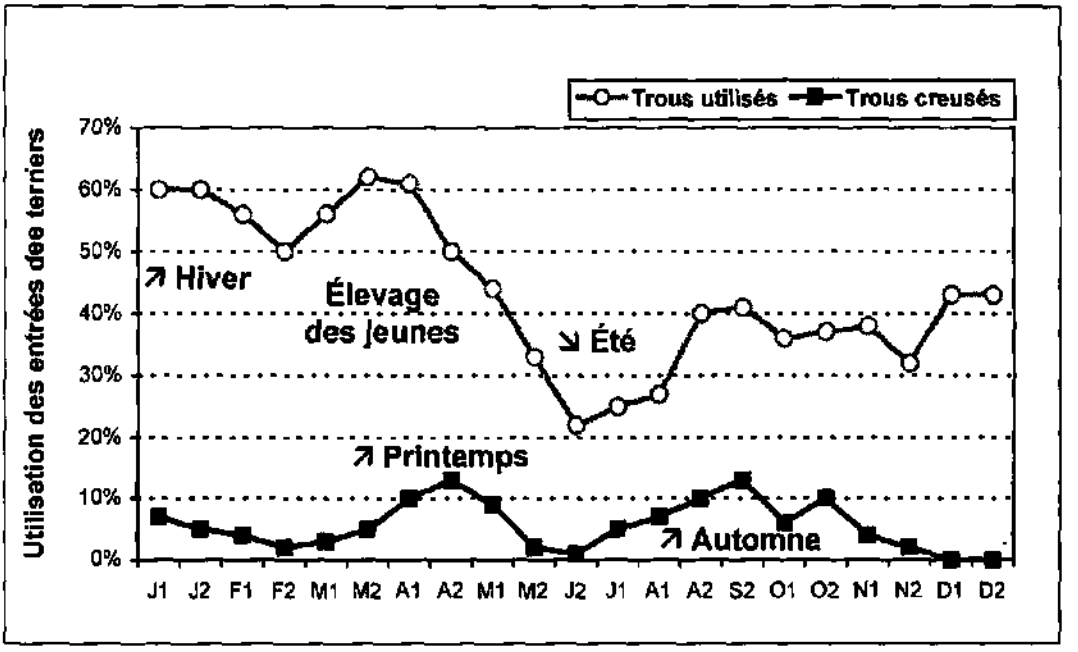


Figure 3.25. Pourcentage de trous utilisés ou creusés au cours de l'année 2001.

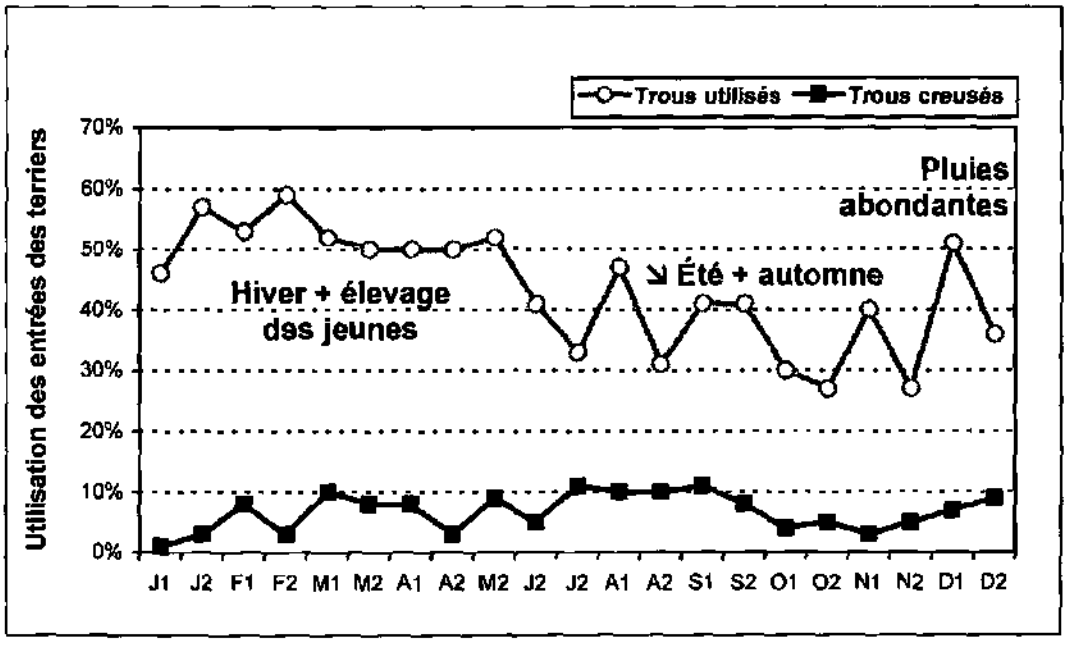


Figure 3.26. Pourcentage de trous utilisés ou creusés au cours de l'année 2002.

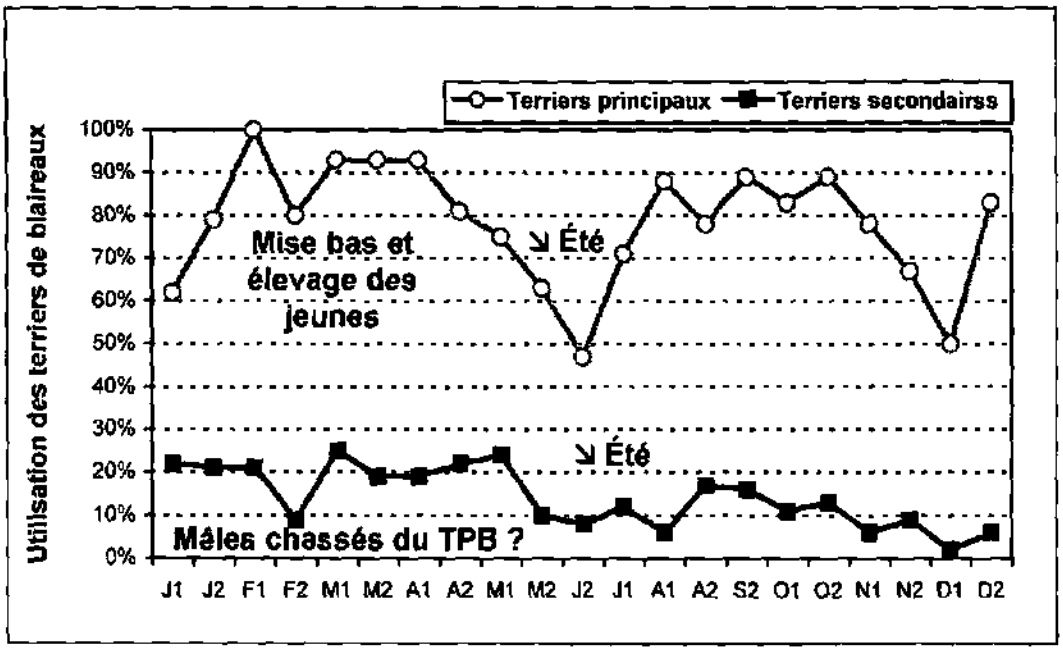


Figure 3.27. Pourcentage de terriers principaux ou secondaires de blaireaux utilisés au cours de l'année 2001.

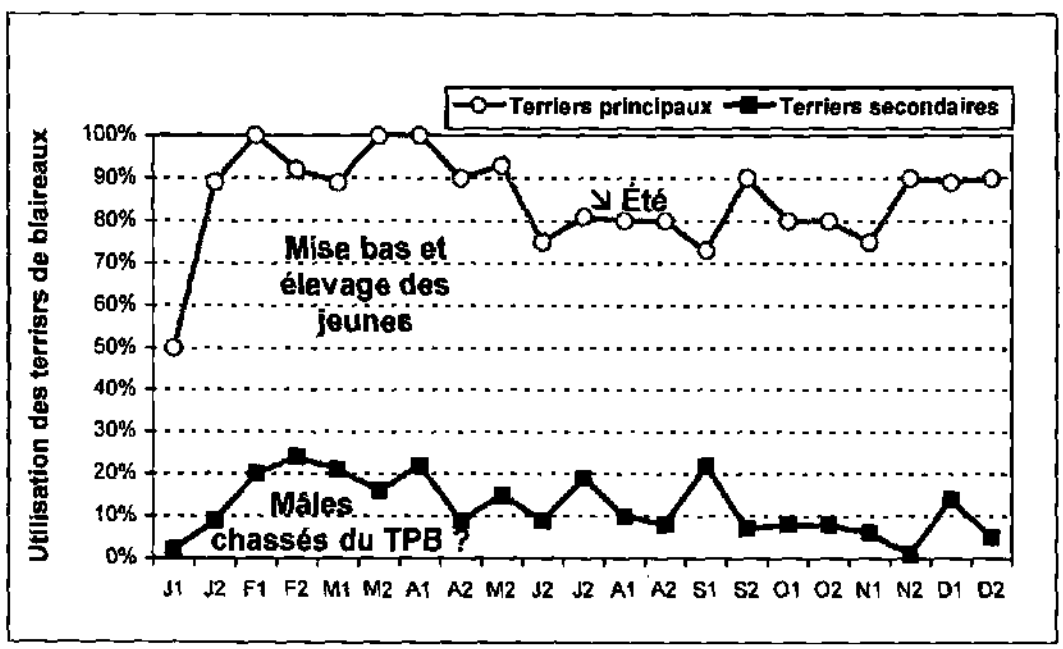


Figure 3.28. Pourcentage de terriers principaux ou secondaires de blaireaux utilisés au cours de l'année 2002.

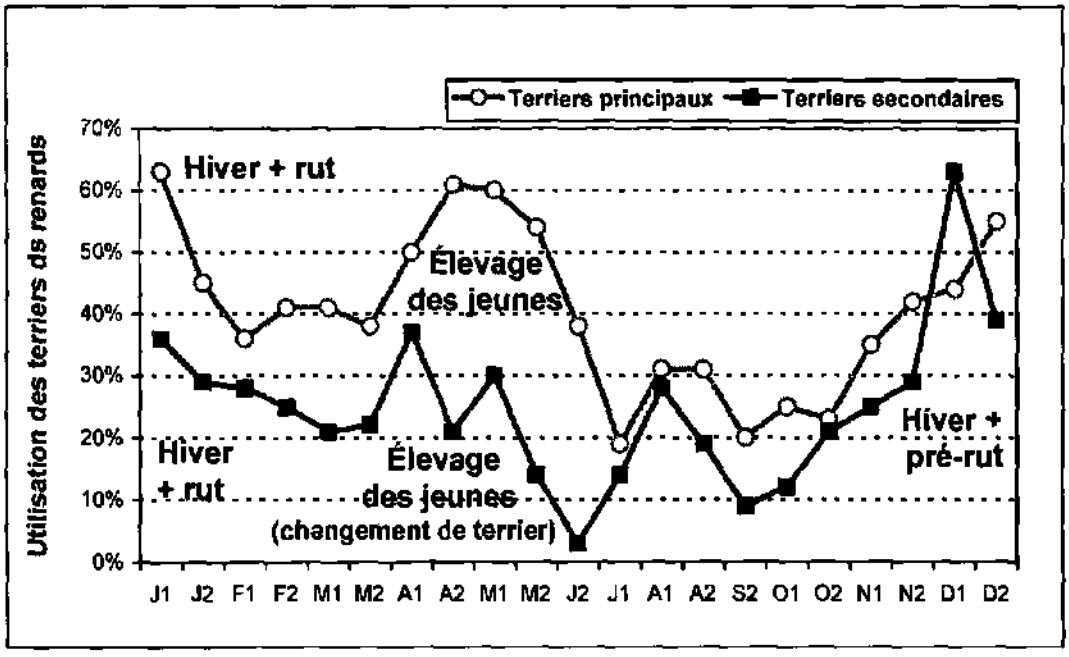


Figure 3.29. Pourcentage de terriers principaux ou secondaires de renards utilisés au cours de l'année 2001.

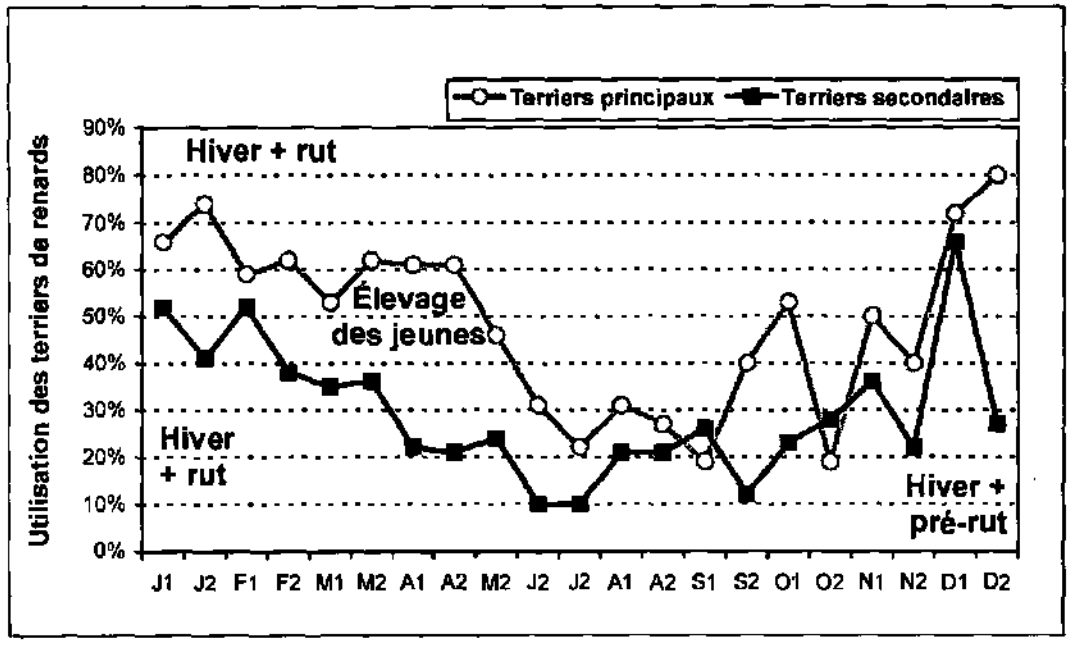


Figure 3.30. Pourcentage de terriers principaux ou secondaires de renards utilisés au cours de l'année 2002.

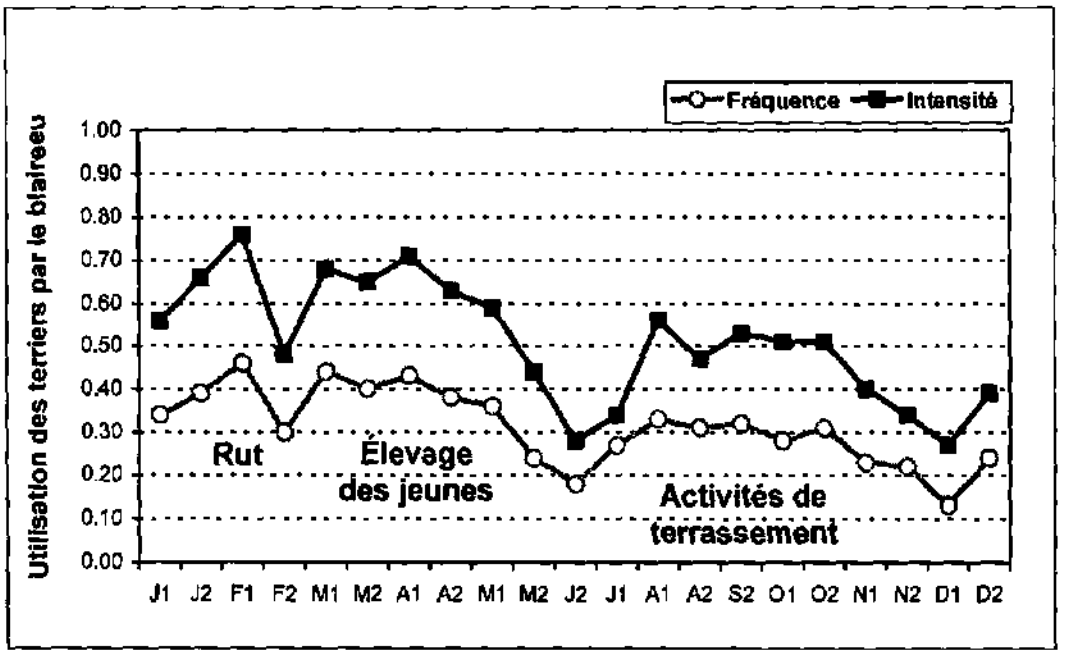


Figure 3.31. Utilisation des terriers par les blaireaux au cours de l'année 2001.

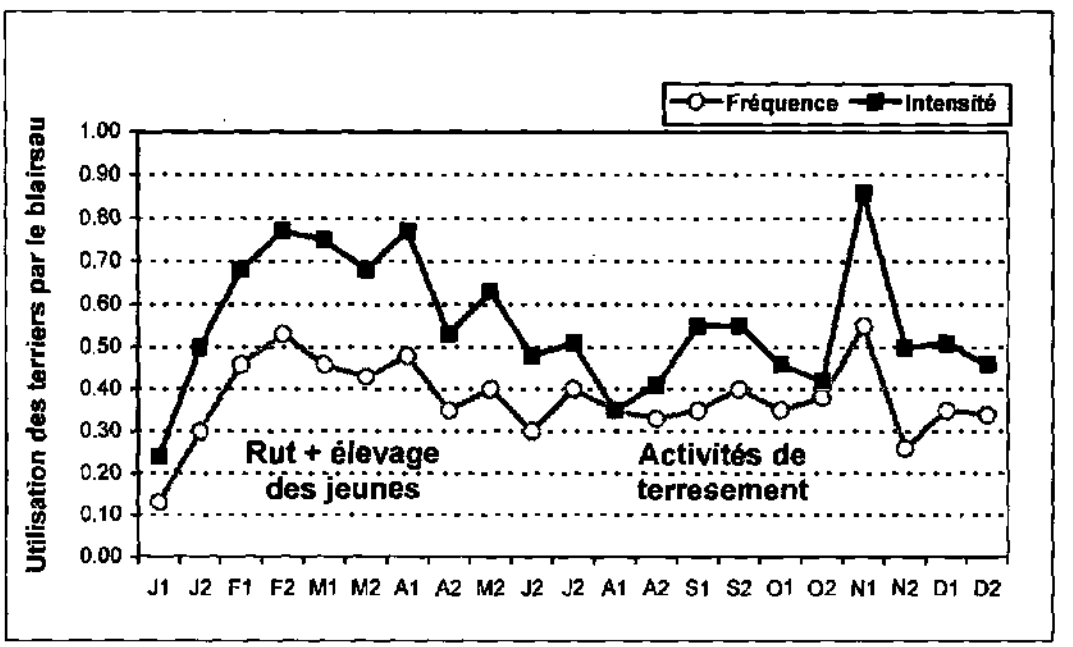


Figure 3.32. Utilisation des terriers par les blaireaux au cours de l'année 2002.

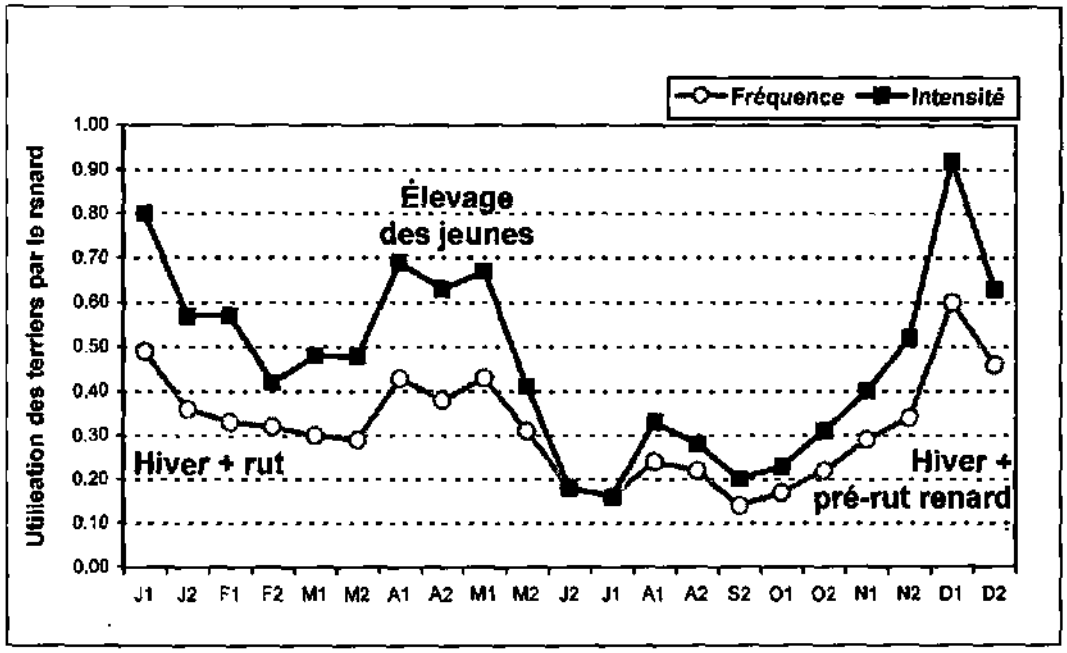


Figure 3.33. Utilisation des terriers par les renards au cours de l'année 2001.

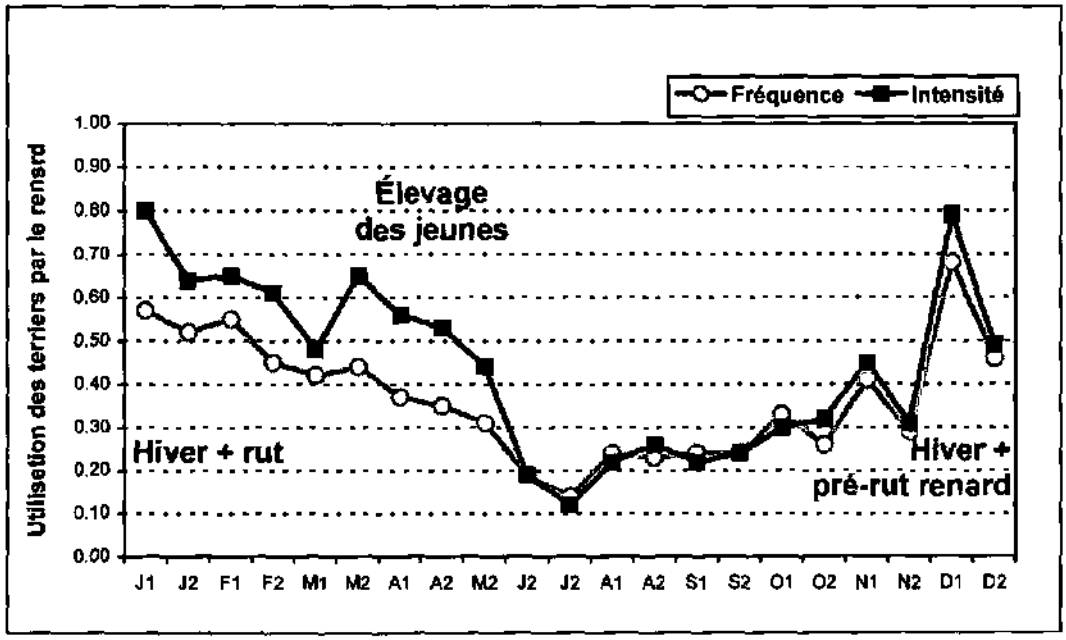


Figure 3.34. Utilisation des terriers par les renards au cours de l'année 2002.

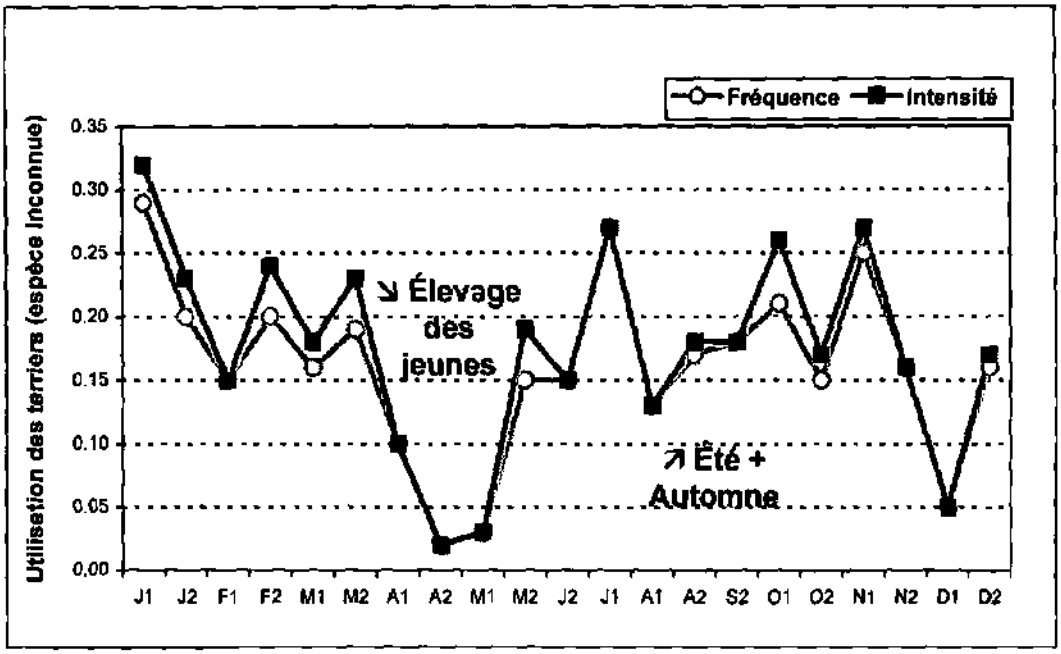


Figure 3.35. Utilisation des terriers sans indices spécifiques de blaireau ou de renard au cours de l'année 2001.

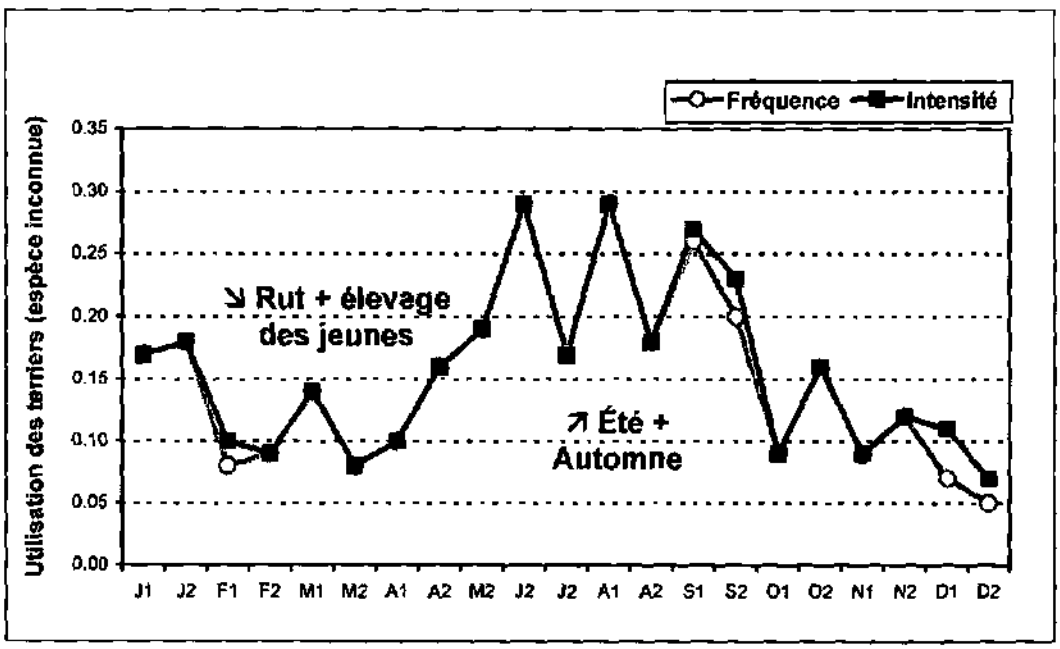


Figure 3.36. Utilisation des terriers sans indices spécifiques de blaireau ou de renard au cours de l'année 2002.

Globalement, on remarque toutefois que les patrons enregistrés en 2002 sont moins « nets » que dans le cas de l'année 2001. Pour expliquer cette différence, il est utile de rappeler que le protocole suivi durant l'année 2002 était beaucoup moins rigide et uniforme que celui observé en 2001. Ainsi, selon nous, l'aspect plus diffus, et donc moins informatif des courbes, est dû à l'étalement des visites sur une à deux semaines au lieu de 2 à 3 jours, de même qu'à la visite de terriers parfois totalement différents d'une session à l'autre. Le premier argument se comprend aisément si l'on rappelle qu'une prise de données de type « discret » engendre des courbes beaucoup plus accidentées que lors d'une prise de données de type « continu ». Ce point est particulièrement important lors des périodes comportementales « chamières », par exemple au début de la saison de rut, ou encore à la fin de la période d'élevage. Les données ayant été collectées de façon continue en 2002, les transitions s'en retrouvent ainsi moins marquées. Le changement de terriers évoqué peut quant à lui poser un problème d'uniformité en liaison avec les variations potentielles dans le rapport de terriers secondaires et de terriers principaux visités (TSB/TPB et TSR/TPR). Or celui-ci a justement énormément varié d'une session à l'autre au cours de l'année 2002, notamment en ce qui concerne les terriers de blaireaux (voir Tabl. 3.13). Les animaux utilisant plus intensivement les terriers principaux que les terriers secondaires, on imagine sans peine que les résultats sont fortement influencés par les fluctuations du rapport TS/TP.

Influence des conditions météorologiques sur l'utilisation des terriers

Aucune association n'a été observée entre les précipitations mensuelles et l'évolution des patrons d'utilisation des terriers (Spearman, $p > 0.05$). En revanche, une corrélation négative a été trouvée entre le pourcentage de terriers utilisés (TUTIL; Fig. 3.23), respectivement l'utilisation des terriers par les renards (RUTIL; Fig. 3.33), et l'évolution des températures mensuelles (Tabl. 3.14).

Tableau 3.14. Résultats significatifs du test de Spearman effectué pour tester la corrélation (r_s) entre l'évolution des températures mensuelles et les différents paramètres choisis pour l'étude des indices (voir Tabl. 3.3, p. 41, pour une liste complète des variables testées).

Variables	Fréquence 2001		Intensité 2001		Fréquence 2002		Intensité 2002	
	r_s	p	r_s	p	r_s	p	r_s	p
TUTIL	-0.748	0.005	/	/	-0.888	0.000	/	/
INCUTIL	-0.075	> 0.80	-0.067	> 0.80	-0.121	> 0.70	0.724	0.008
BGRATTIS	-0.592	0.043	-0.597	> 0.70	-0.711	0.009	-0.691	0.013
BTOTAL	-0.203	> 0.50	-0.084	> 0.70	-0.410	0.025	0.119	> 0.70
RCROTTES	-0.562	> 0.05	-0.509	> 0.05	-0.630	0.028	-0.545	> 0.05
RTRACES	-0.656	0.002	-0.667	0.000	-0.723	0.008	-0.879	0.000
RODEUR	-0.727	0.007	-0.786	0.001	-0.741	0.006	-0.814	0.001
RTOTAL	-0.767	0.004	-0.764	0.000	-0.830	0.001	-0.891	0.000
RUTIL	-0.713	0.009	-0.741	0.000	-0.790	0.002	-0.930	0.000
TOTIND	-0.763	0.004	-0.536	0.028	-0.812	0.001	-0.629	> 0.05

3.3.4. Fréquence et intensité des indices au fil de l'année

Comme nous l'avions fait dans le cas du chapitre 3.3.3, nous présentons d'abord en détail les résultats obtenus au cours de l'année 2001. Un comparatif sera ensuite établi afin de mettre en évidence les similitudes et les éventuelles différences avec l'année 2002. Les graphiques annuels sont à nouveau présentés en parallèle (2001 en haut et 2002 en bas en de page) afin de faciliter les comparaisons visuelles.

Évolution annuelle du total des indices présents (année 2001)

Une autre possibilité de rendre compte du rôle différentiel joué par les terriers dans le cycle biologique annuel du blaireau et du renard consiste à représenter graphiquement les variations dans le nombre total des indices (TOTIND) récoltés lors des tournées bimensuelles successives. Indépendamment de l'espèce, on enregistre deux pics d'activité intense au niveau des terriers: l'un de mi-janvier à mi-février, et l'autre au printemps (Fig. 3.37). Le pic printanier figure également dans les graphiques propres à chacune des espèces (BTOTAL: Fig. 3.39; RTOTAL: Fig. 3.41). En revanche, on ne retrouve le pic de début d'année que chez le blaireau, le renard laissant plutôt un grand nombre d'indices au début de l'hiver (de mi-novembre à mi-janvier).

Évolution annuelle des différents indices de blaireau (année 2001)

Intéressons-nous de plus près aux signes d'activité du blaireau. La présence d'empreintes (Fig. 3.43), de poils (Fig. 3.45) et de terre excavée (Fig. 3.47) est enregistrée fréquemment et intensivement à plusieurs périodes de l'année, à savoir à la fin de l'hiver, au printemps et en automne. Les latrines proches des terriers sont presque exclusivement fréquentées en février-mars (Fig. 3.49). On notera cependant la présence de deux pics discrets, l'un dans la première quinzaine de mai, et l'autre de mi-septembre à mi-octobre. Les grattis sont principalement observés à la fin de l'hiver, et dans une moindre mesure au début du printemps (Fig. 3.51).

Évolution annuelle des différents indices de renard (année 2001)

Qu'en est-il maintenant des différents indices d'activité ou de passage laissés par le renard ? D'une manière générale, les courbes propres à cette espèce sont beaucoup plus « accidentées » que celles décrites auparavant pour le blaireau. Nous nous contenterons donc de souligner les tendances principales, et reviendrons sur quelques détails dans la discussion. Il est fréquent de trouver de nombreuses empreintes (Fig. 3.53) et crottes (Fig. 3.59) en hiver et au printemps, de même que de façon moins marquée à la fin de l'été. Les courbes de fréquence et d'intensité relatives à la présence des poils (Fig. 3.55) et de l'odeur (Fig. 3.61) de ce canidé affichent une évolution similaire. On notera toutefois l'absence de pic hivernal dans la découverte de poils et de celle d'un pic estival dans l'émanation d'effluves vulpines. À l'inverse du blaireau, le renard n'a que très rarement et modestement effectué des travaux de terrassement (et ceci presque exclusivement dans des terrains sablonneux). On enregistre cependant un fort accroissement dans la première quinzaine de janvier (Fig. 3.57).

Fréquence et intensité des indices trouvés (année 2001)

Nous terminons notre exposé des résultats par une appréciation comparative des courbes relatives à la fréquence (approche qualitative) et à l'intensité (approche quantitative) des indices laissés par les deux carnivores étudiés (Fig. 3.37 à 3.61). D'une manière générale, nous n'avons noté aucune différence fondamentale dans l'évolution des deux types de courbes, ce qui signifie que lorsqu'un type d'indice à tendance à être plus (moins) fréquent lors d'une période donnée, l'intensité avec laquelle celui-ci est observé est elle aussi plus (moins) importante.

Comment interpréter l'écart observé entre les deux types de courbes ? Souvenons-nous pour cela que chaque indice observé a obtenu 1 point (courbe « fréquence »). En ce qui concerne la courbe « intensité », nous n'avons attribué 1 point que lorsque qu'un indice spécifique était trouvé en grande quantité (voir Tabl. 3.3), une présence modeste ne correspondant qu'à 0.5 point. Ceci implique donc que lorsque l'écart observé entre les deux courbes liées à un indice spécifique est faible, alors cet indice a tendance à être observé fréquemment et en grande quantité. À l'inverse, plus les courbes seront éloignées, plus la fréquence d'occurrence d'un indice prévaudra sur l'intensité correspondante lors de la même période. D'une manière générale, les valeurs obtenues pour la courbe de fréquence sont en moyenne supérieures de 19.3 ± 5.4% par rapport à celles calculées pour la courbe d'intensité. On peut donc dire que très souvent, lorsqu'un indice est trouvé, il l'est avec une intensité importante (relative à notre « barème »). Quelques cas extrêmes peuvent être relevés. Pour le renard, on n'observe qu'un écart modeste entre la fréquence et l'intensité des empreintes (Fig. 3.53), des poils (Fig. 3.55) et de l'activité de creusage (Fig. 3.57). Chez le blaireau, les deux courbes relatives à la présence de grattis se chevauchent pratiquement (Fig. 3.51). Pour tous ces indices, on peut donc conclure que lorsqu'ils sont observés, c'est presque toujours en grande quantité.

Différences et similitudes observées entre 2001 et 2002

Les tests de corrélation effectués pour comparer les patrons annuels (2001 vs 2002) révèlent que certains indices connaissent une évolution similaire d'une année à l'autre, ceci aussi bien pour la fréquence que l'intensité (Spearman, $r_s > 0.66$, $p < 0.01$ sauf mention contraire). Il s'agit des traces de renard ($p < 0.05$; Fig. 3.53 vs Fig. 3.54), de l'odeur de renard (Fig. 3.61 vs Fig. 3.62), de la somme des indices de renards (RTOTAL; Fig. 3.41 vs Fig. 3.42) et de la somme de tous les indices de blaireau et de renard (TOTIND; Fig. 3.37 vs Fig. 3.38). À nouveau, malgré l'absence de corrélations significatives, plusieurs courbes connaissent une évolution similaire (par exemple Fig. 3.49 vs Fig. 3.50, Fig. 3.51 vs Fig. 3.52, etc.).

Influence des conditions météorologiques sur la présence d'indices

Nous n'avons observé aucune association entre les précipitations mensuelles et l'évolution des patrons de présence des indices (Spearman, $p > 0.05$). En revanche, une corrélation négative a été trouvée entre l'évolution des températures mensuelles et de nombreux paramètres (Tabl. 3.14, p. 75).

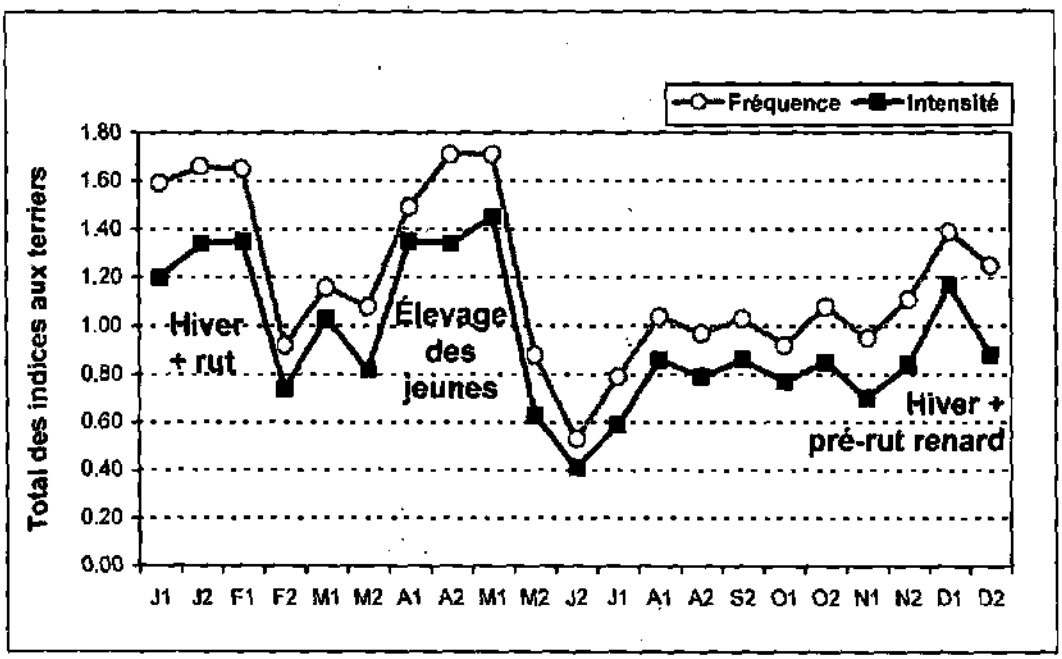


Figure 3.37. Total des indices de blaireau et de renard trouvés devant les terriers au cours de l'année 2001.

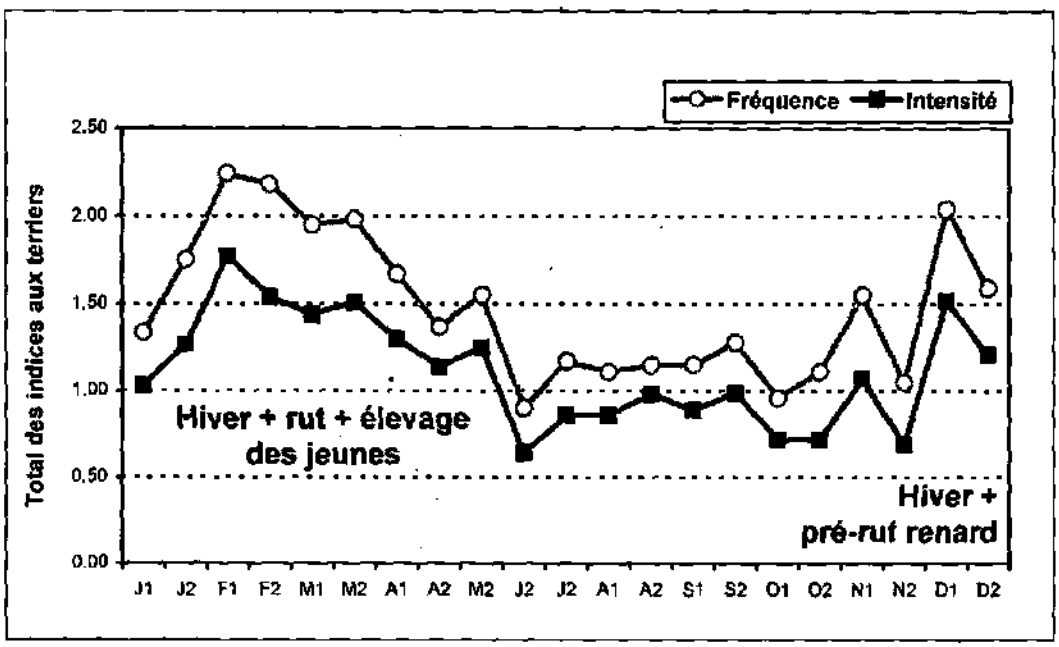


Figure 3.38. Total des indices de blaireau et de renard trouvés devant les terriers au cours de l'année 2002.

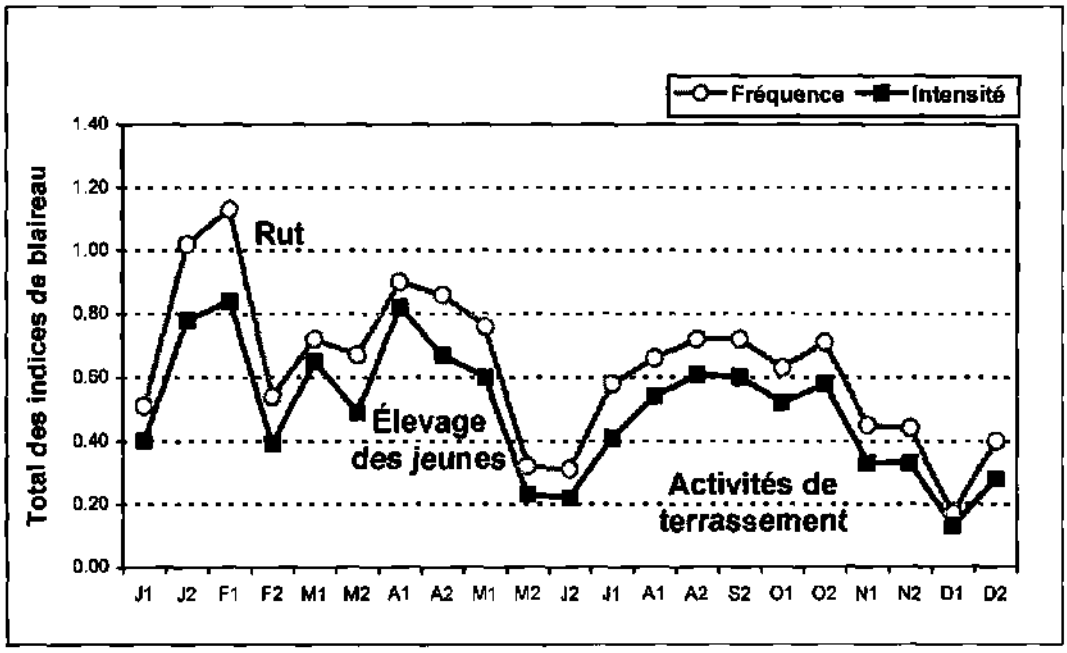


Figure 3.39. Total des indices de blaireau trouvés devant les terriers au cours de l'année 2001.

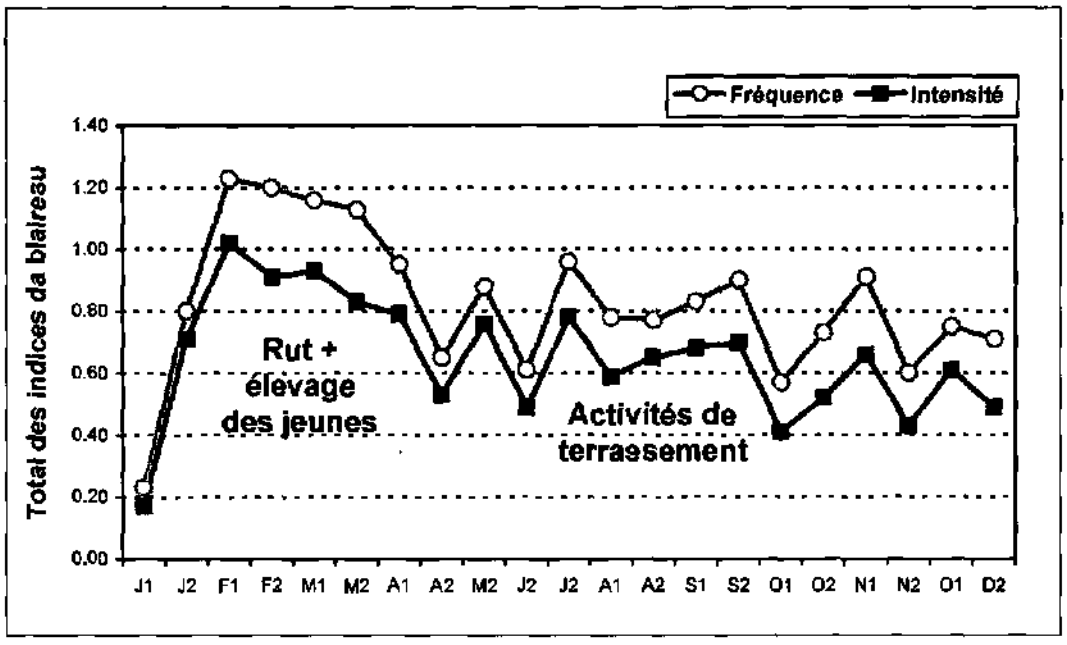


Figure 3.40. Total des indices de blaireau trouvés devant les terriers au cours de l'année 2002.

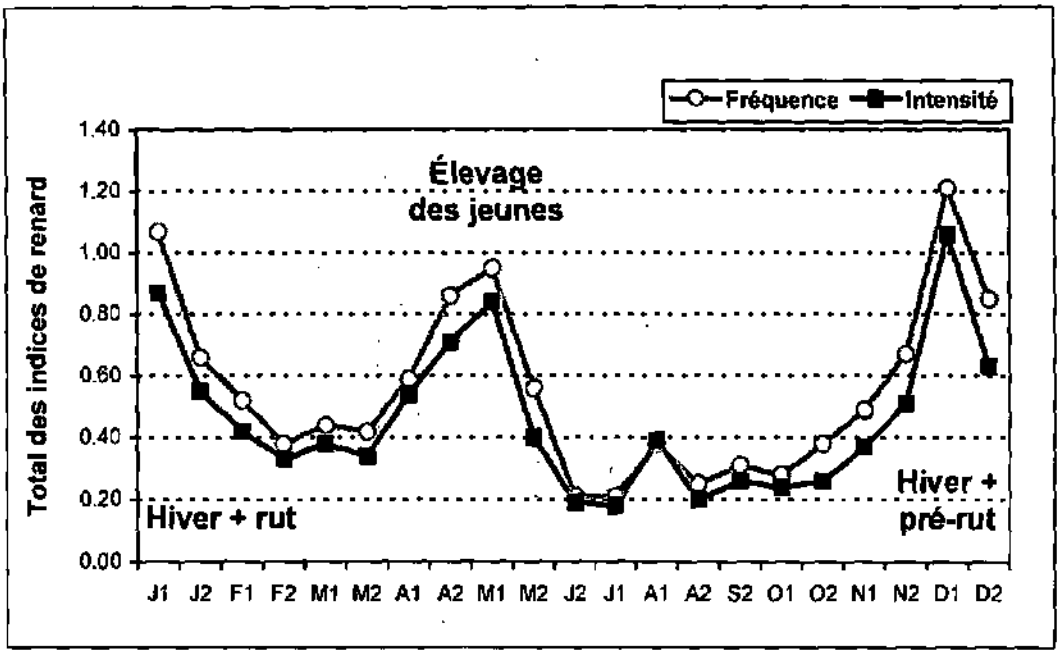


Figure 3.41. Total des indices de renard trouvés devant les terriers au cours de l'année 2001.

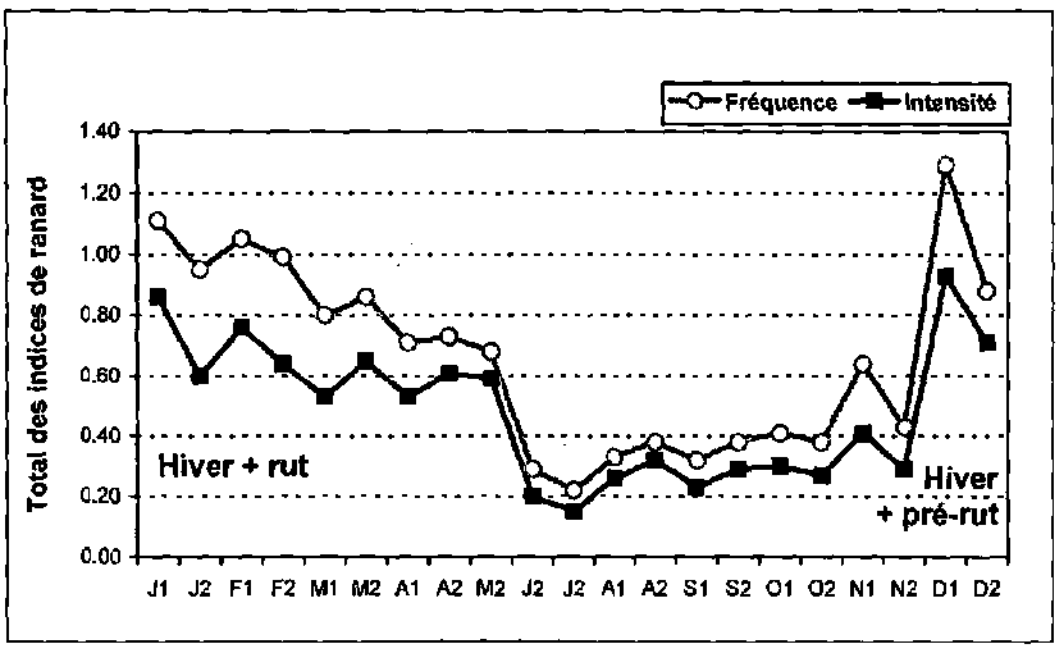


Figure 3.42. Total des indices de renard trouvés devant les terriers au cours de l'année 2002.

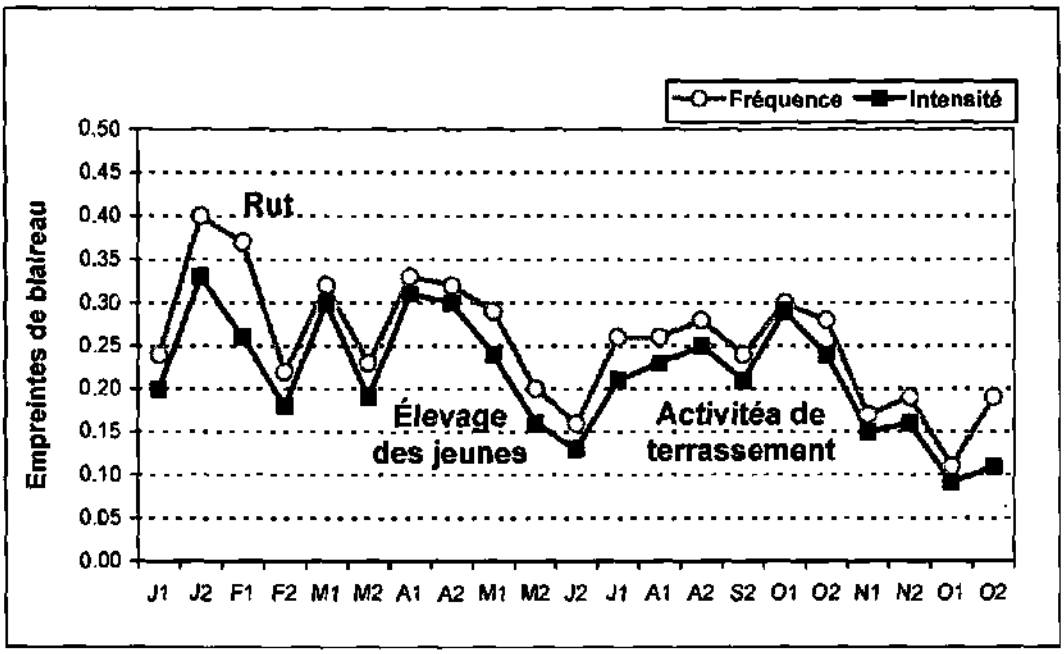


Figure 3.43. Présence d'empreintes de blaireau devant les terriers au cours de l'année 2001.

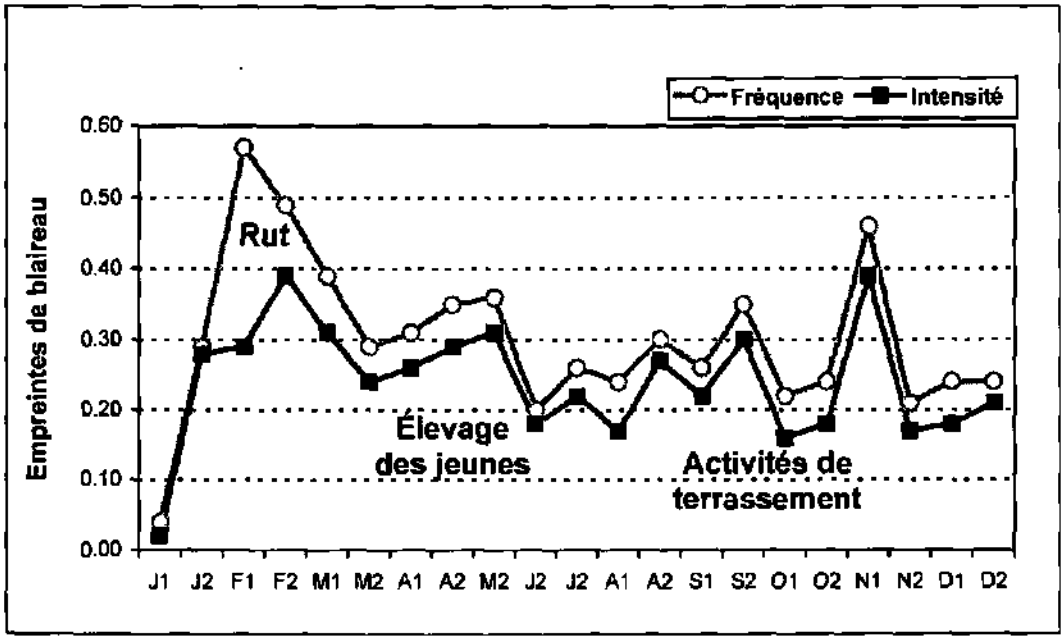


Figure 3.44. Présence d'empreintes de blaireau devant les terriers au cours de l'année 2002.

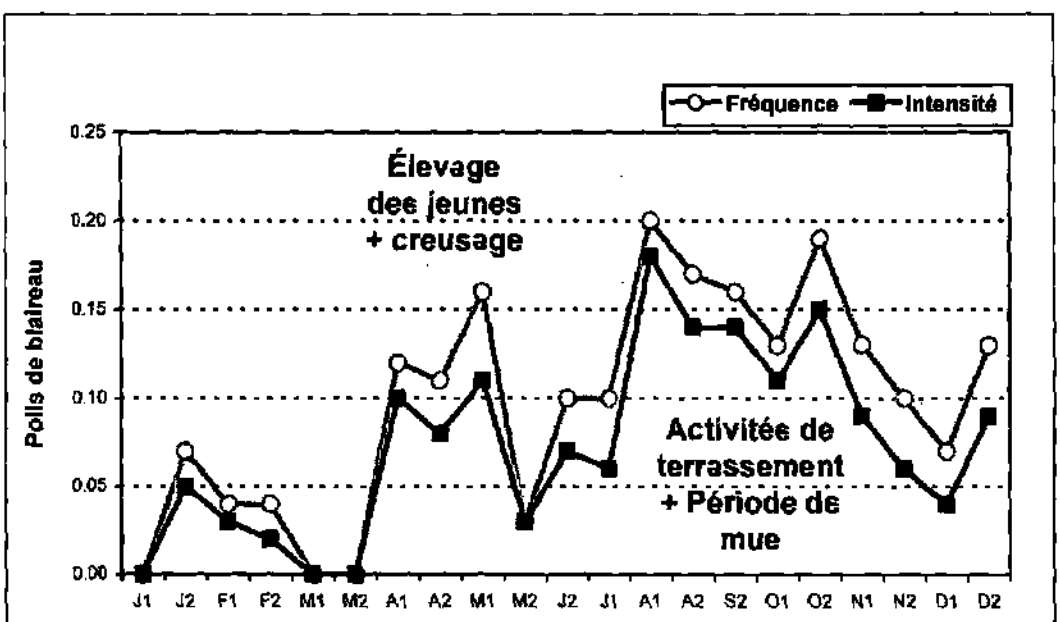


Figure 3.45. Présence de poils de blaireau devant les terriers au cours de l'année 2001.

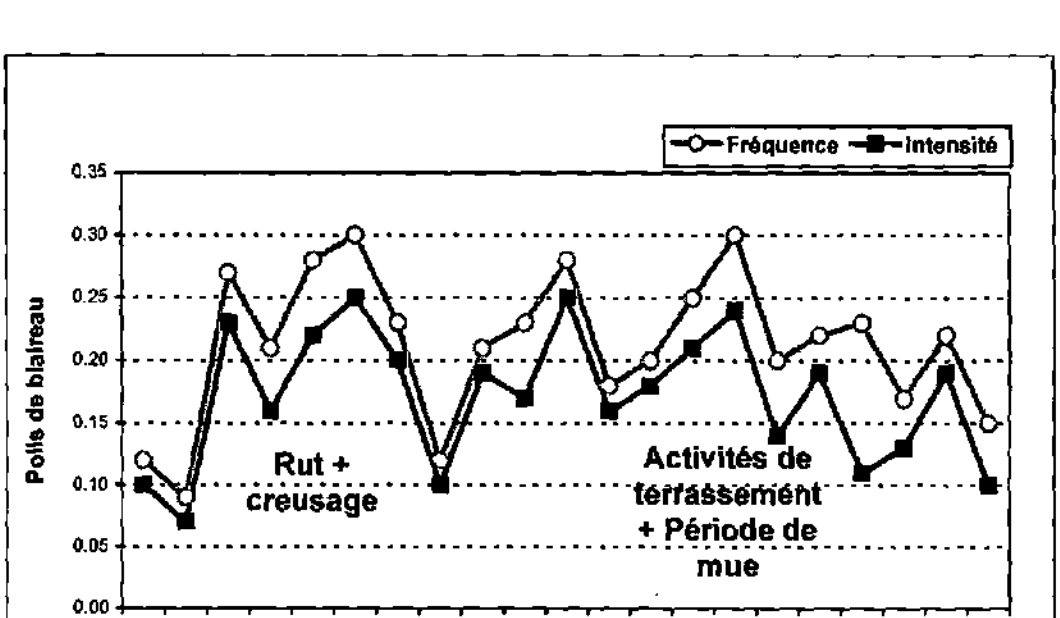


Figure 3.46. Présence de poils de blaireau devant les terriers au cours de l'année 2002.

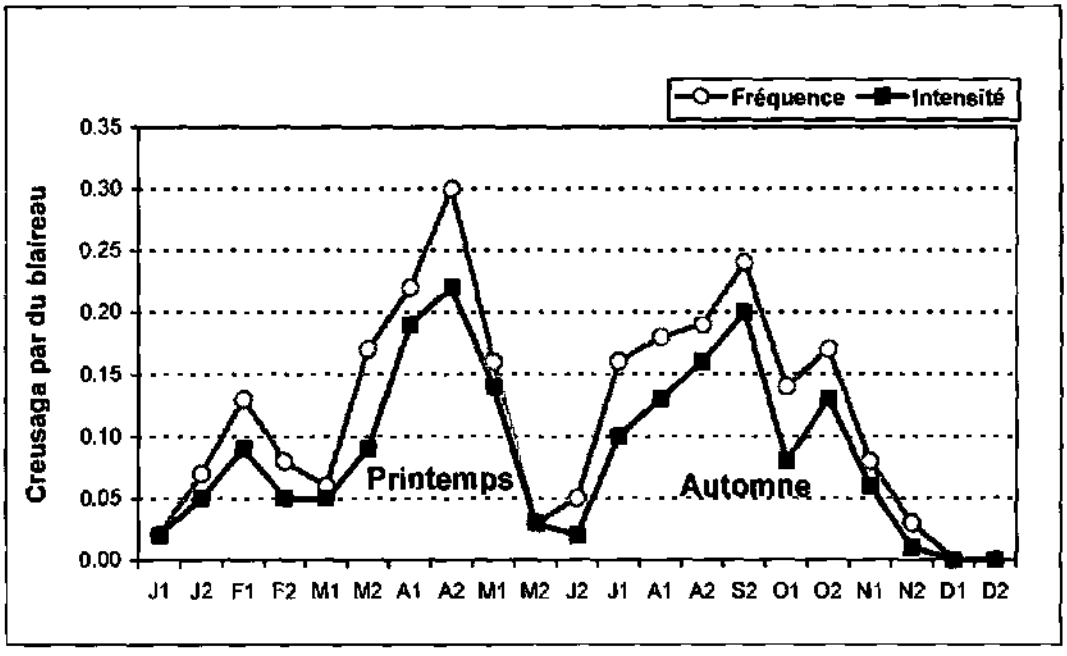


Figure 3.47. Réalisation de travaux de terrassement par les blaireaux au cours de l'année 2001.

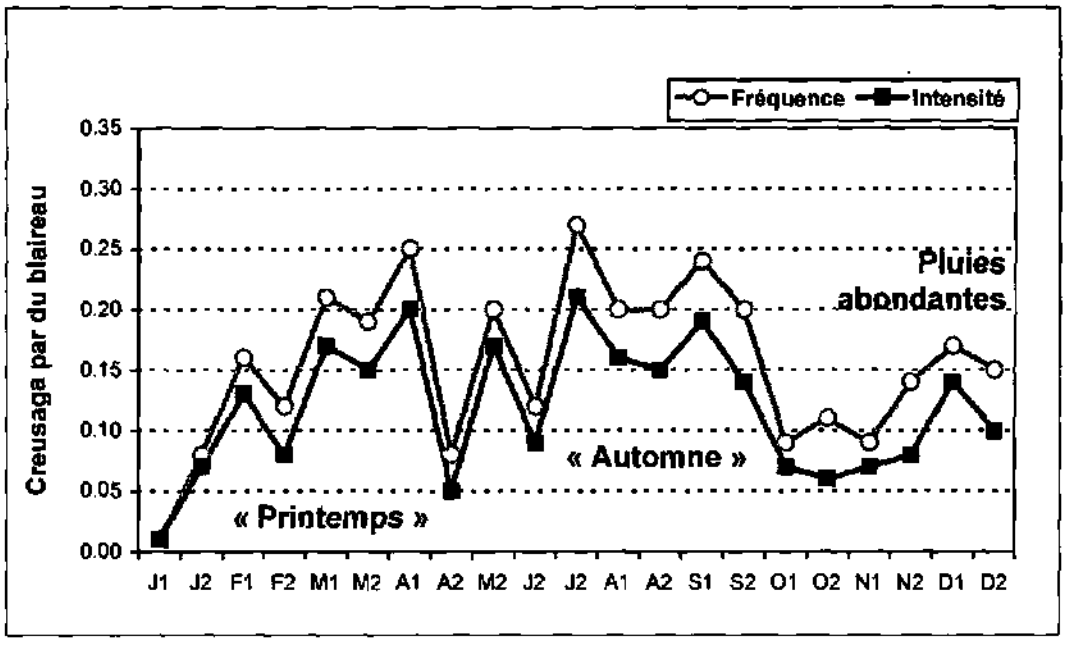


Figure 3.48. Réalisation de travaux de terrassement par les blaireaux au cours de l'année 2002.

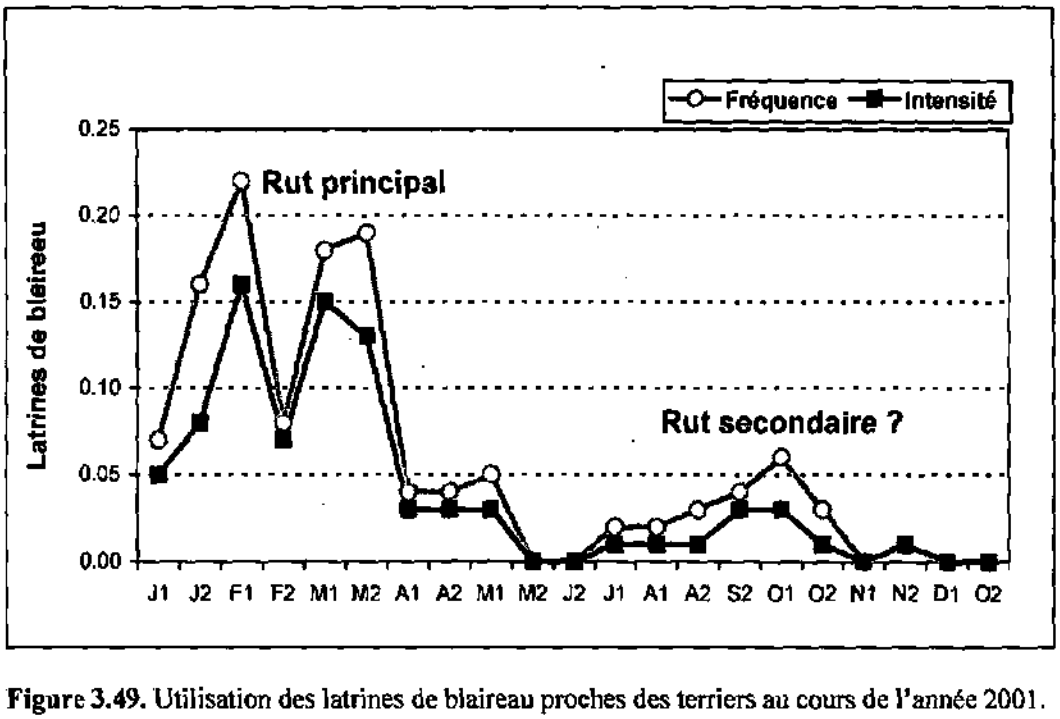


Figure 3.49. Utilisation des latrines de blaireau proches des terriers au cours de l'année 2001.

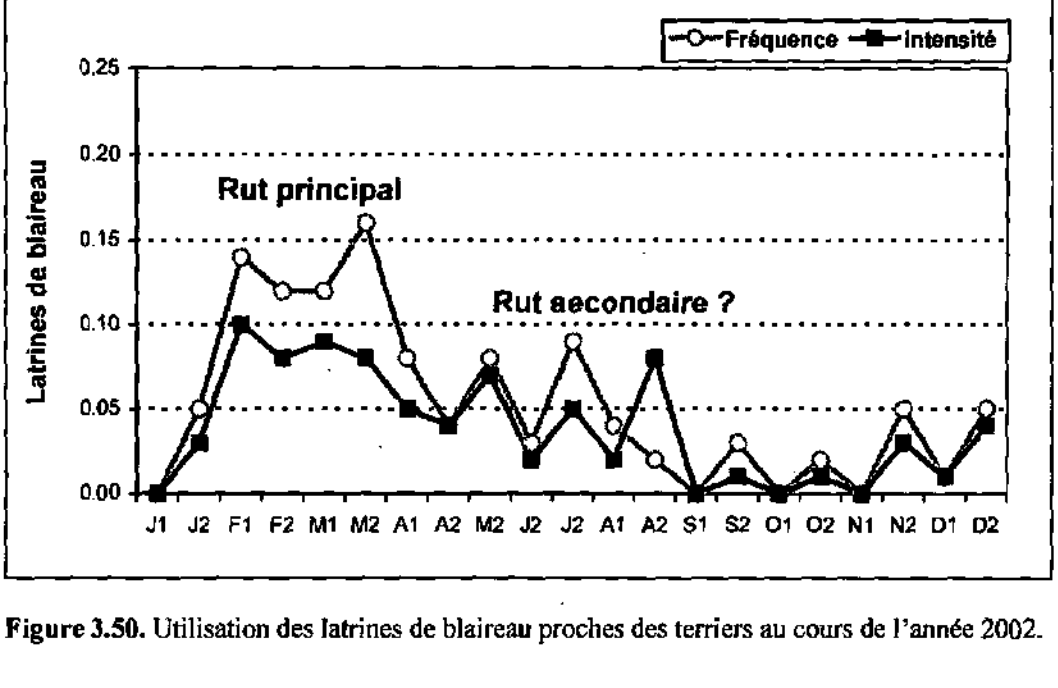


Figure 3.50. Utilisation des latrines de blaireau proches des terriers au cours de l'année 2002.

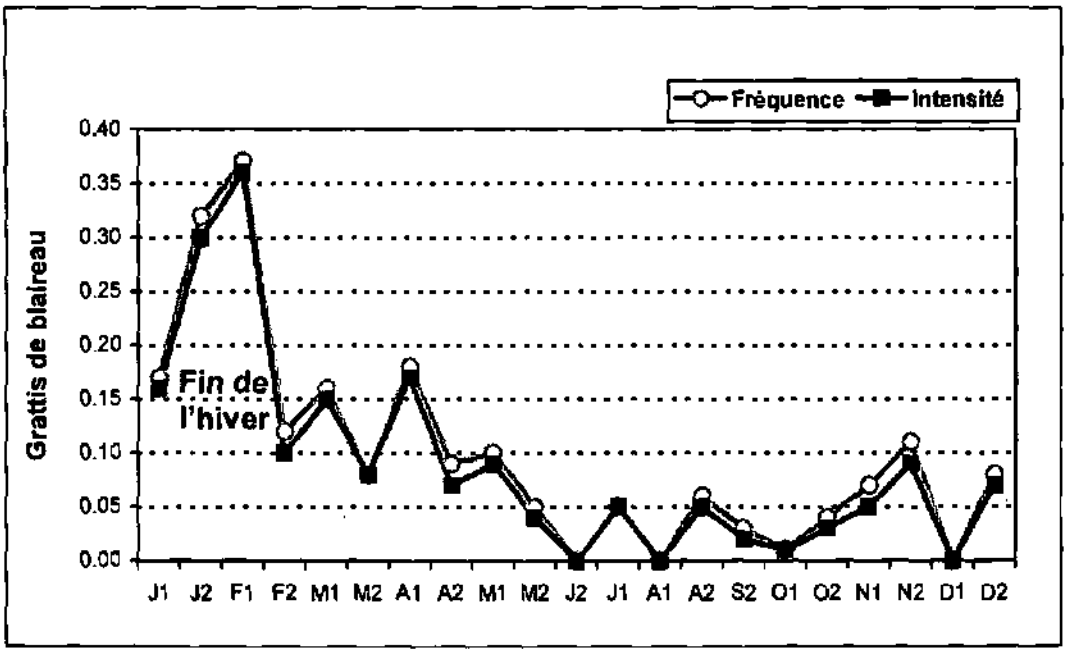


Figure 3.51. Présence de grattis de blaireau à proximité des terriers au cours de l'année 2001.

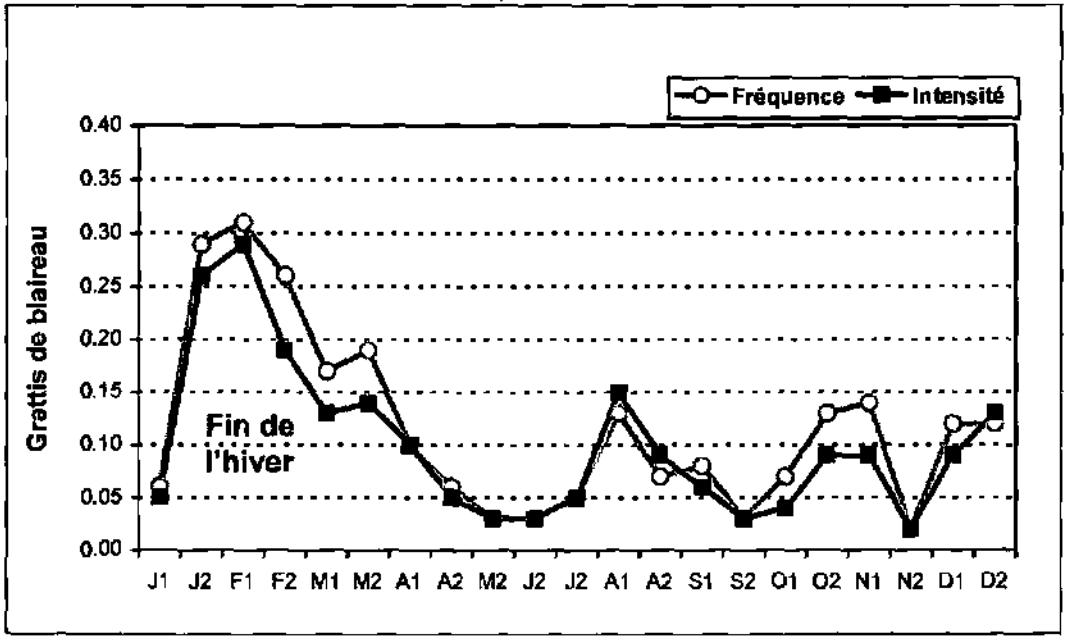


Figure 3.52. Présence de grattis de blaireau à proximité des terriers au cours de l'année 2002.

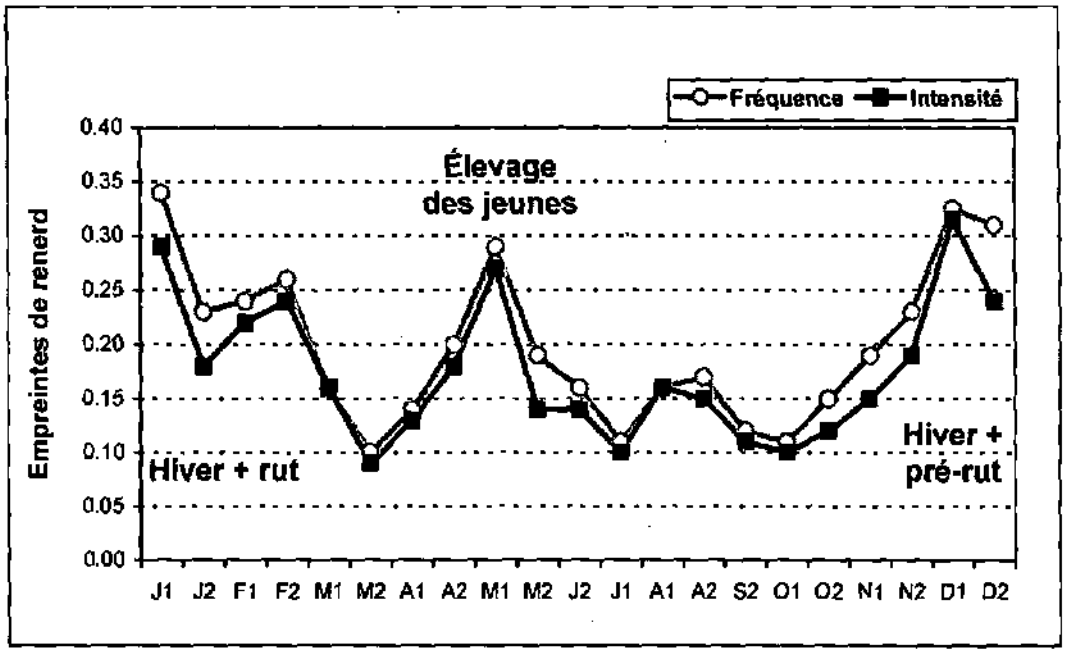


Figure 3.53. Présence d'empreintes de renard devant les terriers au cours de l'année 2001.

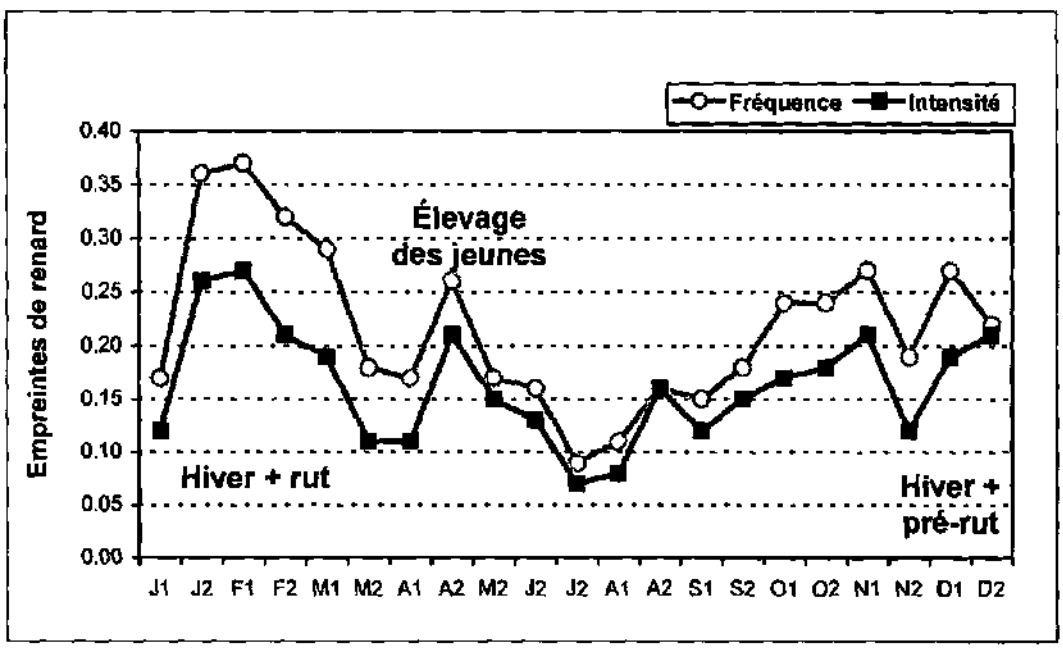


Figure 3.54. Présence d'empreintes de renard devant les terriers au cours de l'année 2002.

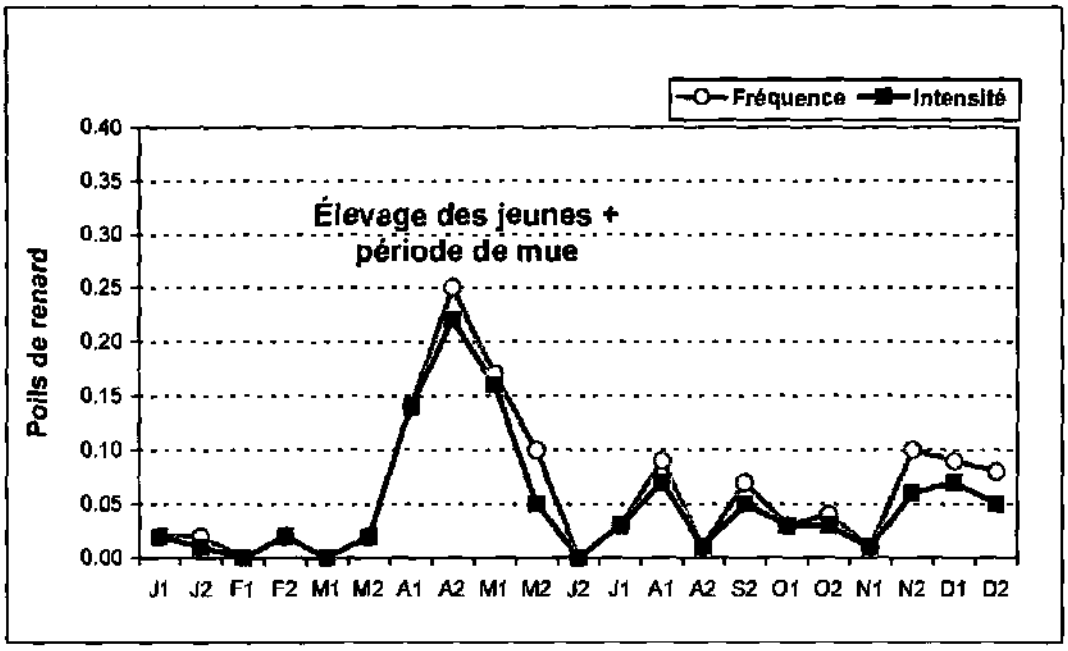


Figure 3.55. Présence de poils de renard devant les terriers au cours de l'année 2001.

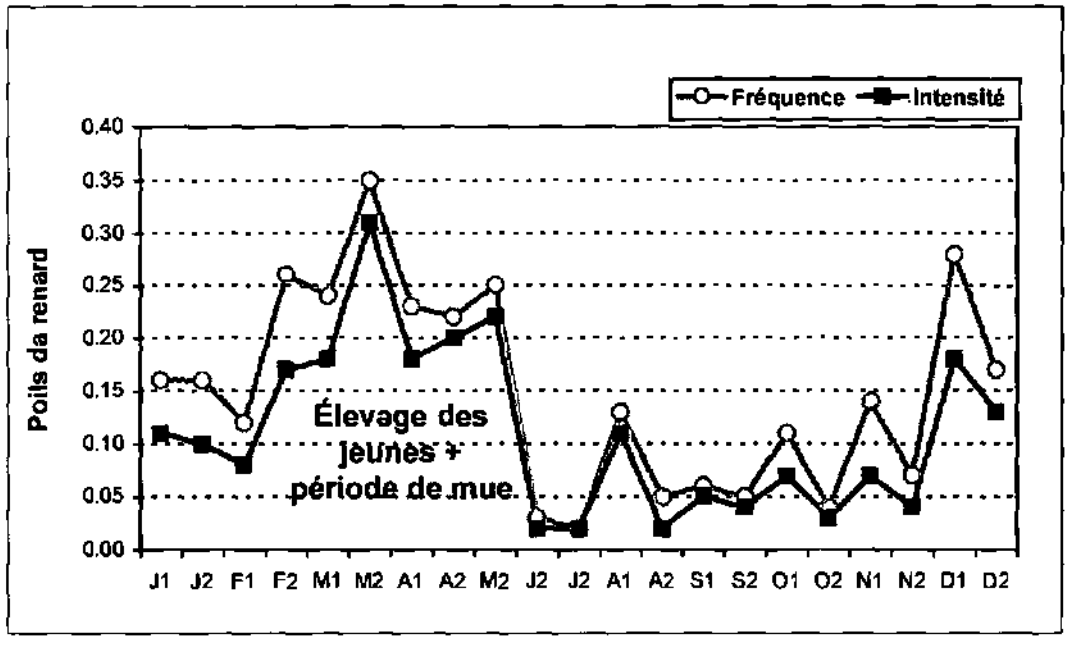


Figure 3.56. Présence de poils de renard devant les terriers au cours de l'année 2002.

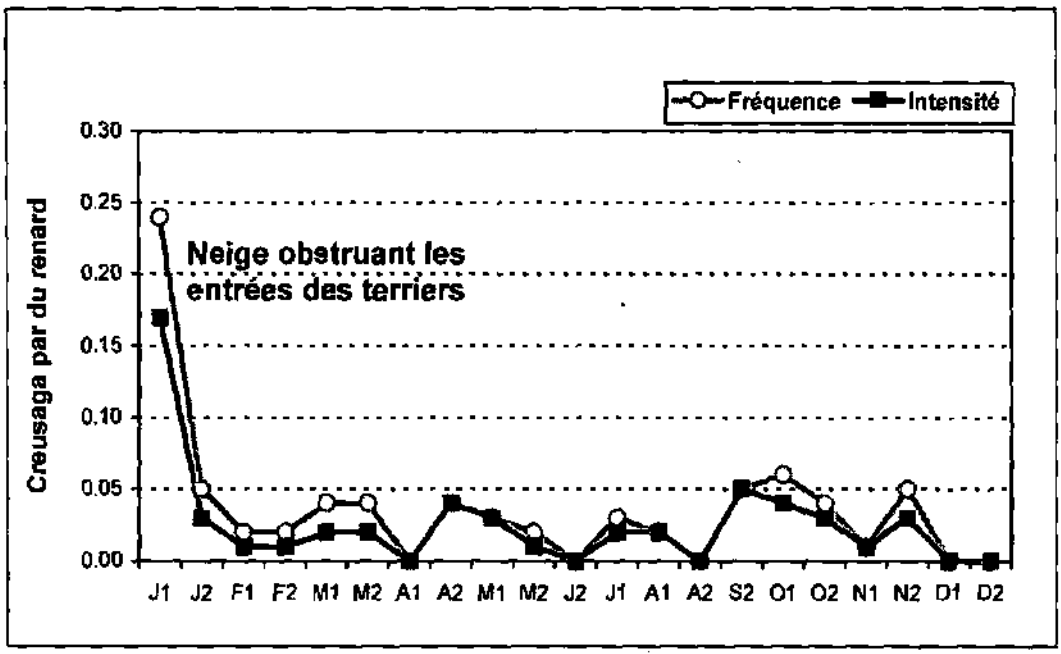


Figure 3.57. Réalisation de travaux de terrassement par les renards au cours de l'année 2001.

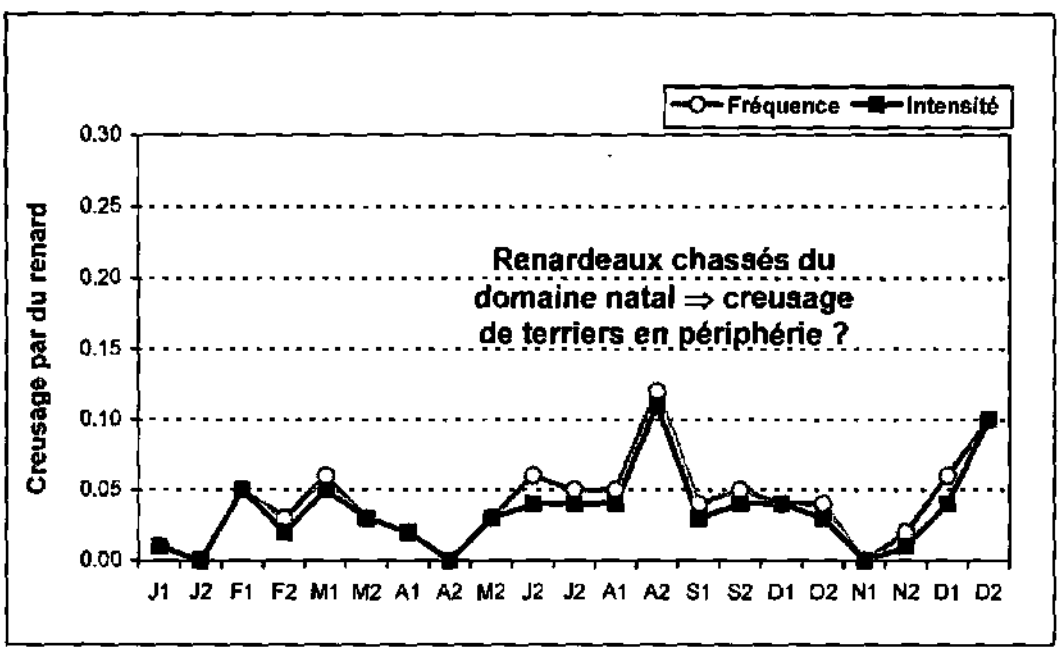


Figure 3.58. Réalisation de travaux de terrassement par les renards au cours de l'année 2002.

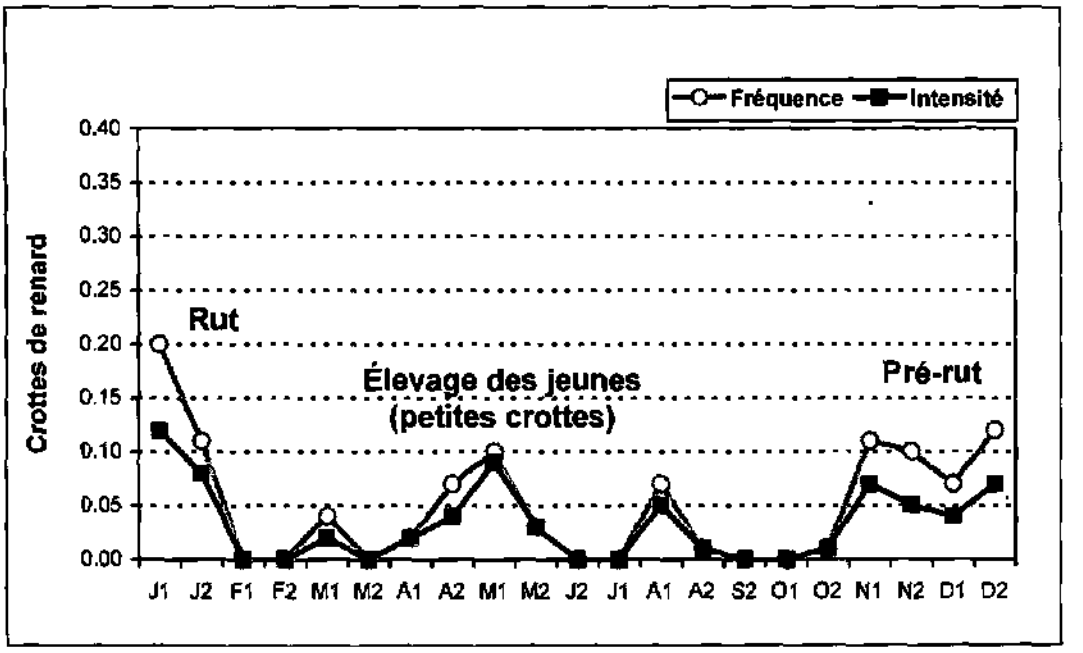


Figure 3.59. Présence de crottes de renard à proximité des terriers au cours de l'année 2001.

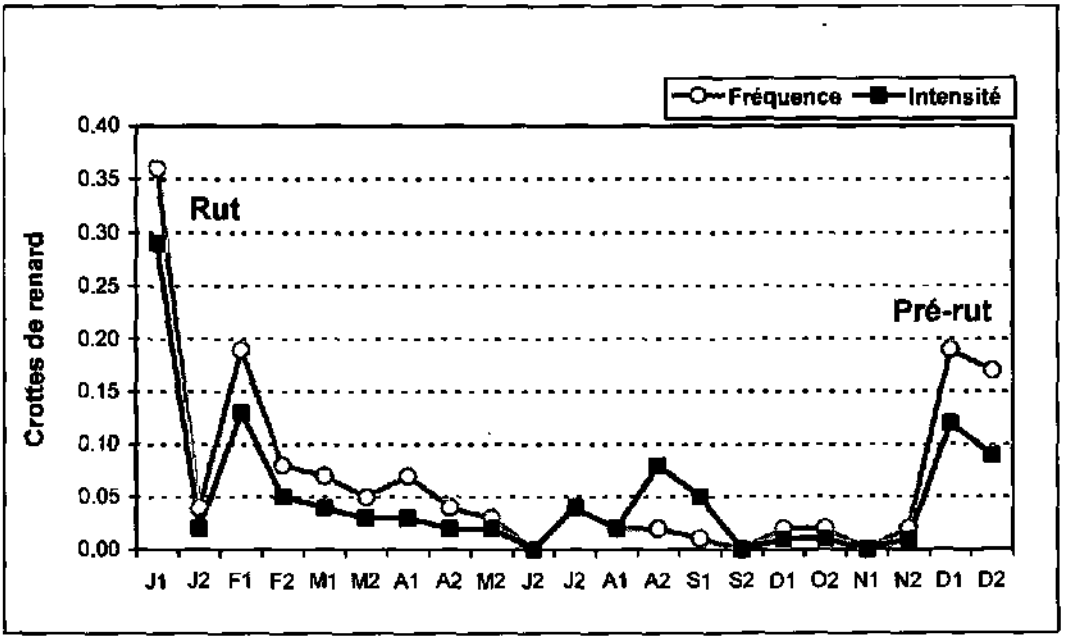


Figure 3.60. Présence de crottes de renard à proximité des terriers au cours de l'année 2002.

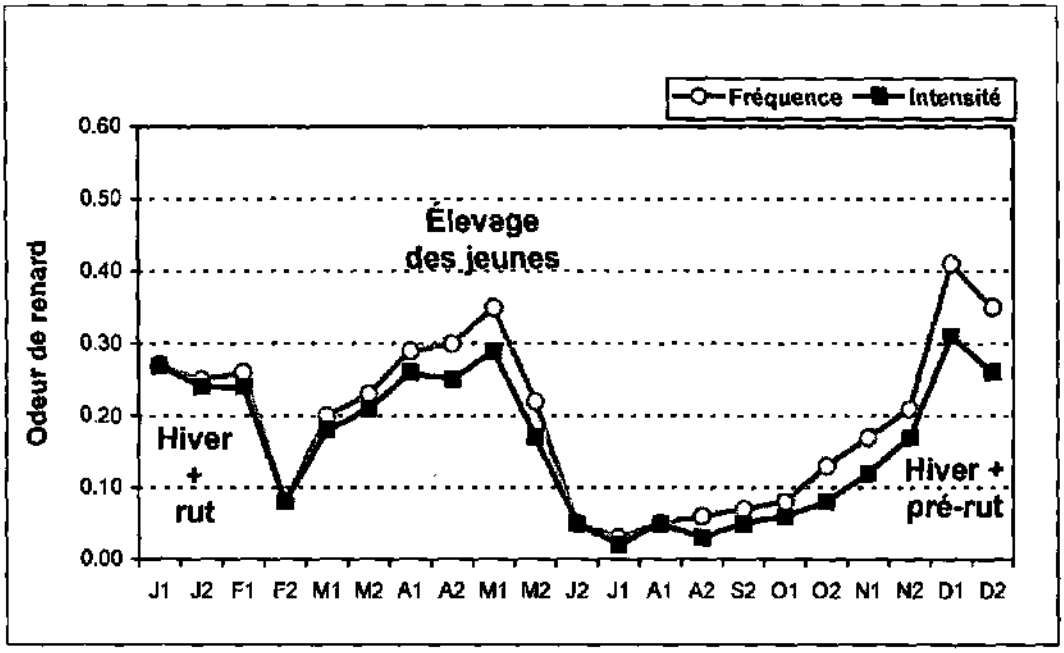


Figure 3.61. Présence d'une odeur de renard à l'entrée des terriers au cours de l'année 2001.

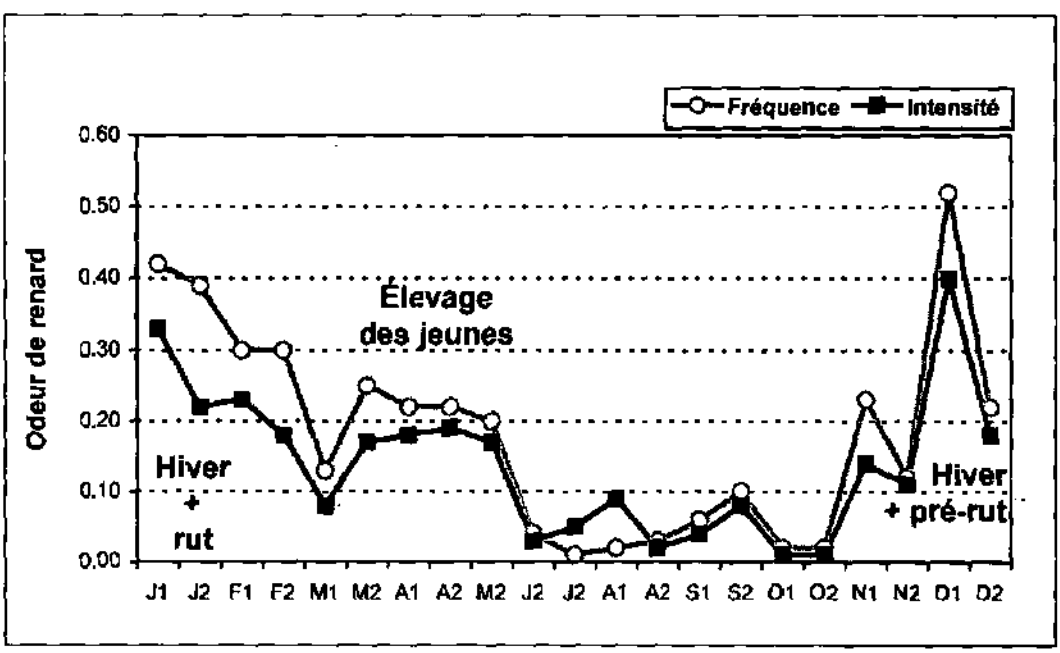


Figure 3.62. Présence d'une odeur de renard à l'entrée des terriers au cours de l'année 2002.

3.3.5. Sélection de l'emplacement des latrines

L'étude de la sélection des latrines a été réalisée successivement 1) avec toutes les latrines trouvées à proximité des terriers (n = 43) et 2) avec uniquement les latrines situées à moins de 50 m (n = 28) des terriers. Les résultats obtenus sont toutefois similaires dans les deux cas de figure (Tabl. 3.15 et 3.16).

Comme on peut le constater, les latrines des blaireaux ne sont pas installées au hasard. On dénote en effet une préférence pour les lisières (± 10 m de chaque côté de la bordure) et un évitement des zones ouvertes. Les zones boisées (c'est-à-dire au-delà de 10 m de la bordure) sont quant à elles utilisées proportionnellement à leur disponibilité. Les sites des latrines sont caractérisés par une couverture arbustive plus importante qu'autour des points aléatoires; il faut néanmoins soulever que celle-ci reste généralement très faible (de l'ordre de 1 à 5 %). Les latrines sont situées en moyenne à moins de 3 mètres d'une coulée, contre plus de 11 mètres pour les points au hasard. Considérant l'ensemble des données situés dans un rayon de 50 m, elles sont également installées en moyenne plus près des terriers (environ 20 m) que les points au hasard (plus de 31 m). Aucune différence n'a été enregistrée concernant la distance jusqu'à la plus proche lisière et jusqu'au prochain chemin, mais les latrines sont significativement plus proches de l'une ou l'autre de ces structures paysagères (environ 11 m) que les points aléatoires (plus de 17 m).

Tableau 3.15. Résultats du test du Chi carré d'ajustement effectué pour tester la sélection des sites d'emplacement des latrines en matière d'habitat. P_{obs} = nombre de points aléatoires observés dans la *i*-ème classe, p_i = proportion de latrines aléatoires observés dans la *i*-ème classe, L_{att} = nombre de latrines attendues dans la *i*-ème classe, L_{obs} = nombre de latrines observées dans la *i*-ème classe, r_i = proportion de latrines observées dans la *i*-ème classe, *D* = indice de sélection d'Ivlev (voir p. 44; valeurs > |0.6| signalées en gras), * = p < 0.05, ** = p < 0.01, *** = p < 0.001, d.l. = degrés de liberté (test du Chi carré).

Variable	Points aléatoires		Latrines			*D*
	P_{obs}	p_i	L_{att}	L_{obs}	r_i	
1a. Habitat (d.l. = 2; *)[1]**	**160**	**1.000**	**43**	**43**	**1.000**	
Zone boisée	71	0.444	19	13	0.302	-0.30
Lisière	45	0.281	12	28	0.651	**0.65**
Zone ouverte	44	0.275	12	2	0.047	**-0.77**
1b. Habitat (d.l. = 2; *)[2]**	**160**	**1.000**	**28**	**43**	**1.000**	
Zone boisée	71	0.444	16	13	0.302	-0.18
Lisière	45	0.281	10	28	0.651	0.55
Zone ouverte	44	0.275	2	2	0.047	**-0.66**

[1]test réalisé avec toutes les latrines, [2]test réalisé uniquement avec les latrines situées à moins de 50 m du terrier

Tableau 3.16. Valeurs moyennes (± écarts-types) et résultats des tests statistiques effectués pour étudier la sélection des sites d'emplacement des latrines. Les variables quantitatives ont été examinées avec le test T de Student, les variables ordinales avec le test U de Mann-Whitney. n = nombre de latrines ou de points aléatoires étudiés, * = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$, *** = $p < 0.001$, n.s. = non significatif.

Variables[1]	Latrines < 50 m	Latrines Total	Points aléatoires	p
	n = 28	n = 43	n = 160	
	A	B	C	A vs C / B vs C
2. Herbes	1.46 ± 0.51	1.56 ± 0.59	1.49 ± 1.42	n.s. / n.s.
3. Arbustes	1.89 ± 0.74	1.88 ± 0.70	1.19 ± 1.17	*** / ***
4. Couverture	3.36 ± 1.06	3.44 ± 0.98	2.68 ± 1.86	** / ***
5. Terrier (m)	19.57 ± 15.42	–	31.37 ± 13.80	*** / –
6. Coulée (m)	1.29 ± 2.14	2.56 ± 7.28	11.41 ± 10.68	*** / ***
7. Lisière (m)	28.54 ± 47.31	21.51 ± 40.05	32.36 ± 40.55	n.s. / n.s.
8. Chemin (m)	67.71 ± 73.89	57.63 ± 66.84	74.63 ± 76.24	n.s. / n.s.
9. Minimum (m)	10.71 ± 12.54	9.07 ± 12.66	17.18 ± 15.60	* / ***
10. Somme (m)	96.25 ± 75.99	79.14 ± 71.47	106.99 ± 77.07	n.s. / n.s.

[1]Pour une question de place, la description des variables a dû être abrégée. Les numéros des variables correspondent à ceux du tableau 3.4.

3.4. DISCUSSION

3.4.1. Densité et distribution des terriers

La densité des terriers de blaireaux dans la Broye (1.84 terriers/km^2 dont 0.38 TPB/km^2) est de loin la plus élevée qui ait été observée dans une zone agricole de notre pays. En effet, les valeurs enregistrées dans cinq études précédentes, aussi bien en Suisse romande qu'en Suisse alémanique, varient de 0.34 à 1.19 terrier(s)/km^2 (Tabl. 3.17). La constatation est similaire lorsque l'on s'intéresse uniquement aux terriers principaux, puisque les auteurs de ces mêmes travaux relèvent des densités inférieures ou égales à celle observée dans la Broye (Tabl. 3.17). Il semblerait donc que cette région soit relativement favorable à l'excavation des terriers, et/ou bien peuplée, d'autant qu'ailleurs en Europe occidentale, la densité des terriers de blaireaux est généralement plus faible. En France, par exemple, Henry *et al.* (1988) mentionnent des densités variant de 0.07-0.74 terrier/km^2. Dans les Ardennes belges, on ne dénombre que 0.02 à 0.03 terrier habité par km^2 (Bauduin *et al.* 1989). Au

Luxembourg, Schley *et al.* (2004) signalent des densités allant de 0.04 TPB/km^2 dans le canton de Esch-sur-Alzette à 0.30 TPB/km^2 dans celui de Diekirch. La densité des terriers observée sur la rive sud du lac de Neuchâtel reste toutefois très modeste en comparaison avec celles enregistrées Outre-Manche. En République d'Irlande, par exemple, les valeurs oscillent entre 0.66 et 3.16 terrier(s)/km^2 suivant les régions (Smal 1993). Le record absolu est détenu par l'Angleterre, où l'on recense localement jusqu'à 26 terriers au km^2 (Cresswell *et al.* 1990). En Suisse, un cas particulier est représenté par l'étude de Good *et al.* (2001), qui ont observé 3.50 terriers principaux et 8.80 terriers secondaires par km^2 dans la forêt de la Sihl, près de Zurich. Il est toutefois important de souligner que ces auteurs n'ont pas pu différencier les terriers de blaireaux et de renards. Ils ont par ailleurs défini un terrier principal comme tout terrier possédant plus de 2 entrées, une approche qui nous paraît très arbitraire d'un point de vue biologique.

Tableau 3.17. Comparaison de la densité des terriers de blaireaux dans différents pays d'Europe. TPB = terrier principal de blaireau, TSB = terrier secondaire de blaireau.

Pays	Surface d'étude[1]	Nombre de TPB	Nombre de TSB	Densité des TPB[2]	Densité des TSB[2]	Source
Angleterre	7.75	19	–	2.45	–	Butler et Roper 1996
Angleterre	9	34	–	3.78	–	Cheeseman *et al.* 1988a
Angleterre	1.3	6	–	4.61	–	Roper *et al.* 1986
Angleterre	6.2	15	–	2.42	–	Roper *et al.* 1993
Angleterre	3942	700	–	0.18	–	Skinner *et al.* 1991
Angleterre	1.9	4	–	2.1	–	Wilson 1993
Écosse	12	16	–	1.33	–	Krunk et Parish 1987
Irlande	16	11	46	0.69	2.88	O'Corry-Crowe *et al.* 1993
Italie	180	21	18	0.12	0.10	Biancardi et Rinetti 1999
Italie	58	4	8	0.07	0.14	Marassi et Biancardi 2002a
Italie	17.5	9	–	0.50	–	Pigozzi et Consolati 1991
Luxembourg	2491	380	266	0.17	0.12	Schley *et al.* 2004
Pologne	880	29	28	0.03	0.03	Kowalczyk *et al.* 2000
Pologne	290	12	66	0.04	0.23	Kowalczyk *et al.* 2000
Pologne	636	32	42	0.05	0.07	Bartmanska et Nadolska 2003
Pologne	146	10	7	0.07	0.05	Bartmanska et Nadolska 2003
Pologne	162	12	14	0.07	0.09	Bartmanska et Nadolska 2003
Suisse[3]	16	6	13	0.37	0.82	Do Linh San 1997
Suisse[3]	**68**	**26**	**99**	**0.38**	**1.46**	**Do Linh San, cette étude**
Suisse[3]	26	5	12[4]	0.19	0.46	Ferrari 1997
Suisse	30	3	14[4]	0.10	0.47	Ferrari 1997
Suisse[3]	41	3	11	0.07	0.27	Fischer et Weber 2003
Suisse[5]	10	35	88	3.50[6]	8.80	Good *et al.* 2001

[1]en km^2, [2]en km^{-2}, [3]en zone agricole, [4]structures artificielles (buses d'écoulements, ruchers, remises) non comprises, [5]en forêt; terriers de blaireaux et de renards non différenciés, [6]TPB = terriers possédant plus de 2 entrées

Les données relatives à la disposition spatiale des TPB confirment les appréciations relevées à propos de la densité des terriers. Ainsi, l'éloignement minimal moyen entre deux TPB équivaut à 300 m à Wytham (Angleterre; Kruuk 1978a) ou à 800 m dans le comté d'Offaly (République d'Irlande; O'Corry-Crowe *et al.* 1993), contre 1'170 m dans la Broye (cette étude), 1'125 m dans le canton de Neuchâtel (Monnier 1993) ou encore 1'485 m dans la région zurichoise (Do Linh San 1997). Les valeurs trouvées en Pologne sont encore plus élevées: de 750 m à 6'550 m en zone montagneuse (Bartmanska et Nadolska 2003) et de 2'200 à 13'300 m dans la forêt primaire de Bialowieza (Kowalczyk *et al.* 2000).

Pour le cas du renard, dans une étude réalisée entre 1986 et 1991 dans la région montagnarde de la Chaux d'Abel (Jura Suisse, BE), Meia et Weber (1992) ont trouvé une densité de 1.88 tanières/km^2. La densité des terriers utilisés pour la mise bas s'élevait quant à elle à 0.33/km^2, ce qui signifie que près de 18% des gîtes souterrains ont servi à la reproduction (TPR). Ces valeurs correspondent de manière surprenante avec notre résultat, puisque dans la Broye, 23.5% des tanières ont abrité une ou plusieurs fois des renardeaux. Les densités observées de 1.91 tanières et de 0.59 terrier de mise bas par kilomètre carré sont également similaires, mais restent très faibles en comparaison avec celles relevées par Fuchs (1973) sur le Plateau Suisse (3.5-10.8 terriers/km^2), par Hewson (1986) en Grande-Bretagne (0.03-1.3 TPR/km^2) ou encore par Brochier (1989) dans la périphérie bruxelloise (1 TPR/km^2).

Comment expliquer les variations de densité des terriers observées aussi bien au niveau suisse qu'à l'échelle européenne ? Il est probable que celles-ci dépendent dans une large mesure des caractéristiques paysagères (par exemple le pourcentage de zones boisées ou habitées), écologiques et géomorphologiques des régions et des milieux colonisés, mais également de la densité de population. En effet, même si, dans un premier temps, la disponibilité en sites favorables à l'implantation des terriers détermine, avec la quantité de nourriture, la capacité maximale du milieu, la densité de population influence à son tour la quantité effective de terriers creusés (la « demande » en gîte augmente). En résumé, là où les animaux sont nombreux, les terriers auraient tendance à l'être aussi. Une telle relation semble plausible pour le cas du blaireau, qui est dans une large mesure dépendant de ses terriers (Roper 1993, Neal et Cheeseman 1996). Elle paraît, au premier abord, plus délicate à établir chez le renard, qui exploite fréquemment des gîtes en surface pour le repos diurne, et dont les femelles peuvent parfois mettre bas dans des buissons, au milieu d'un champ de céréales ou encore dans des constructions humaines (hangars, granges, cimetières, cabanes de jardin,...). Néanmoins en zone rurale, comme le souligne Meia (2003), et tel fut le cas dans notre terrain d'étude (obs. pers.), un véritable terrier excavé dans la terre constitue malgré tout le lieu privilégié pour abriter la portée. Ceci nous laisse donc penser qu'il existe aussi un lien assez étroit entre densité de population et densité des terriers pour le cas du renard.

Pour terminer, il convient de rappeler que les densités des terriers des deux espèces de carnivores ne peuvent en aucun cas être cumulées dans le but de rendre compte de la densité totale des terriers dans une région donnée. Ceci est particulièrement manifeste dans la Broye où près de 60% de l'ensemble des terriers (n = 194) ont présenté aussi

bien des signes d'occupation par le blaireau que par le renard, que ce soit conjointement (cas des grands terriers de mise bas) ou en alternance (pour la plupart des terriers secondaires). Bien que de très nombreux auteurs mentionnent que blaireaux et renards puissent occuper les mêmes terriers (Blaser 1975, Henry *et al.* 1988, Artois 1989, Neal et Cheeseman 1991, Harris et Lloyd 1991, Labhardt 1996, Hainard 1997, Blackbourn 1999), il est très rarement fait état, quantitativement parlant, de l'importance du partage des gîtes ou du « degré » de cohabitation. Dans d'autres régions de Suisse, le pourcentage des terriers occupés ou visités par les deux espèces est bien moins important que dans notre terrain d'étude: il s'élève à 2.5% dans le Reppischtal (n = 202, Eiberle 1975), à 16% dans le canton de Neuchâtel (n = 56, Monnier 1993) ou encore à 23% dans le Knonaueramt (n = 43, Do Linh San 1997). En Pologne centrale, Goszczinsky et Wojtowicz (2001) signalent par ailleurs que mensuellement, seulement entre 0 et 7.1% des terriers (n = 35-170) sont utilisés conjointement par les deux espèces. Il est difficile de connaître la raison exacte à l'énorme différence observée entre les travaux cités et notre étude. Ainsi, il est aussi bien possible que des facteurs écologiques, géomorphologiques, éthologiques ou méthodologiques (durée d'étude, durée et qualité des inspections, expérience de l'observateur, etc.) en soient à l'origine, que cela soit individuellement ou conjointement.

3.4.2. Caractéristiques des terriers et sélection de l'habitat

Différents auteurs ont montré que les gîtes souterrains utilisés par les blaireaux et les renards pour le repos diurne ne présentent pas tous les mêmes caractéristiques. Les terriers peuvent ainsi différer par leur taille (nombre d'entrées, surface extérieure, volume de terre excavée) et leur structure (nombre et types de chambres, étagement, complexité du réseau de galeries), mais également dans leur(s) fonction(s) (Weber 1985, Roper 1992a). Pour le blaireau, on différencie parfois jusqu'à 4 catégories de terriers (Thornton 1988). Néanmoins, l'approche la plus courante consiste à ne considérer que 2 types de gîtes: les terriers principaux et les terriers secondaires. Les premiers sont caractérisés par un grand nombre d'entrées, par une occupation quasi permanente et sont utilisés comme lieu privilégié de reproduction. Les seconds ne possèdent qu'un faible nombre de gueules, sont fréquentés moins intensivement ou uniquement de manière sporadique, et ne servent qu'exceptionnellement de lieu de mise bas (Roper 1993). Chez le renard, on distingue généralement entre terrier de repos et terrier de mise bas et d'élevage, certaines tanières pouvant embrasser ces deux rôles à la fois (Eiberle 1975, Weber 1983, Meia et Weber 1992). Des critères comme la taille du terrier ou la fréquence d'utilisation n'interviennent en revanche pas dans cette classification. À quelques rares exceptions près, on a constaté qu'une famille de blaireaux ne possède qu'un seul terrier de mise bas à l'intérieur de son territoire (Neal et Cheeseman 1991), alors que les renards peuvent en posséder de 1 à 3 (Harris et Lloyd 1991, obs. pers.).

La grandeur des terriers de notre zone d'étude a été appréciée, comme ce fut déjà le cas dans de nombreux autres travaux (Kruuk 1978a, Anrys et Libois 1983, Thornton 1988), au moyen du nombre d'entrées. Nos résultats correspondent remarquablement bien avec différentes recherches menées ailleurs en Suisse. Ils confirment que – types de terriers confondus et cohabitation occultée – les terriers des blaireaux sont généralement plus spacieux que les tanières des renards. La différence observée dans la Broye est toutefois faible, et correspond en ce sens aux données relevées par Monnier (1993) dans le canton de Neuchâtel: 8.29 entrées (n = 37) pour les terriers habités par le mustélidé, contre 7.17 trous (n = 18) pour les gîtes souterrains du canidé. Des différences beaucoup plus marquées ont été enregistrées dans la région zurichoise où Eiberle (1975) relève une moyenne de 11.06 entrées pour les terriers de blaireaux (n = 12), contre seulement 2.60 gueules (n = 195) pour les tanières de renards. Une situation intermédiaire est quant à elle rapportée par Do Linh San (1997) qui a obtenu une moyenne de 9.74 entrées pour le cas du blaireau (n = 19), et de 6.28 trous (n = 32) pour celui du renard. Il est probable que les différences observées entre ces diverses zones d'étude dépendent de nombreux facteurs tels que les densités respectives des deux espèces, le type de sol (rappelons que le renard a une morphologie bien moins adaptée au fouissage que le blaireau), le « degré » de tolérance des deux espèces, mais également à la durée d'étude. En effet, une classification des terriers basée sur une ou deux inspections seulement présente le risque pour le biologiste de ne pas déceler la présence de l'une ou l'autre espèce. À l'inverse, une étude étalée sur plusieurs années peut potentiellement aboutir à une classification erronée des terriers si l'on ne prend pas soin de relativiser les informations récoltées. Par exemple, un terrier de renard visité deux fois pendant l'année par un blaireau doit-il raisonnablement être considéré comme un terrier « mixte » ? A notre sens, non.

Comme dans d'autres régions d'Europe (Anrys et Libois 1983, Lafontaine 1983, Clements *et al.* 1988, Bourand 1989), les terriers utilisés par les blaireaux sont préférentiellement situés dans des zones boisées. Cette observation généralisée pourrait être la résultante de causes très diverses. De manière générale, la présence d'un couvert végétal permet aux blaireaux de quitter ou de regagner discrètement le terrier, et ceci tout au long de l'année. Un besoin accru de calme et de sécurité pourrait par ailleurs être recherché lors du repos hivernal, et surtout au printemps pendant la période de mise bas et d'élevage des jeunes (jeux prolongés devant les terriers, avec des sorties au crépuscule et à l'aube également). Ces remarques valent aussi pour le renard, qui exploite fréquemment les terriers forestiers en hiver, et dont les portées observées dans notre terrain d'étude ont toutes vues le jour, à quelques exceptions près, dans des tanières situées en forêt ou dans des haies (obs. pers.). L'importance d'un couvert végétal abondant lors de la période de reproduction est particulièrement manifeste dans la figure 3.19, où l'on remarque qu'au printemps, la couverture arborescente aux alentours des terriers de mise bas de l'une et l'autre espèce est significativement plus dense qu'aux environs des gîtes secondaires. À l'inverse de ce qui a été observé pour le blaireau (aucune différence entre TPB et TSB, Tabl. 3.7., variable 20), les tanières de mise bas sont deux fois plus éloignées de la lisière que les terriers secondaires. Ceci pourrait trouver son explication dans le fait que, contraire-

ment aux blaireautins, les renardeaux de notre terrain d'étude font des incursions assez fréquentes en surface durant la journée (obs. pers.) et s'adonnent à de multiples jeux insouciants. Leur mère rechercherait alors à les élever, du moins durant les 6 à 8 semaines après la mise bas, dans un site aussi éloigné de la lisière que possible.

Un autre avantage que constituent les zones boisées en comparaison avec les milieux ouverts est que les racines des arbres assurent un rôle de soutien non négligeable en évitant que la partie surplombant le terrier ne s'effondre trop facilement. Finalement, comme nous allons en discuter ci-après, blaireaux et renards recherchent souvent des terrains en pente pour creuser leurs terriers. Il s'agit là de conditions qui sont très souvent remplies par les zones boisées de notre terrain d'étude (forêts bordant des crêtes, haies, ravins boisés), épargnées par le défrichage car impropres à la culture en raison de leur forte déclivité.

Que penser cependant de la localisation en zone ouverte de 25% des terriers, tous secondaires, et qui, bien que situés dans des pentes, ne présentent pas les autres avantages (discrétion, calme et sécurité, soutien du sol) évoqués ci-dessus ? On prête généralement aux terriers secondaires plusieurs fonctions (Weber 1985, Roper 1992a, 1992b). Ils permettraient tout d'abord aux animaux de se reposer en toute sécurité lors de leurs pérégrinations nocturnes, par exemple entre deux phases de nourrissage. Dans ce cas de figure, l'absence de couvert végétal autour des gîtes en question pourrait s'expliquer par son inutilité, étant donné que les activités humaines sont très réduites, voire nulles durant la nuit. D'autant plus que l'absence de luminosité y masque largement les faits et gestes des animaux. Une deuxième fonction des terriers secondaires serait d'offrir un abri diurne à des individus exploitant des ressources alimentaires ponctuellement accessibles et localisées à bonne distance du terrier principal. Dans notre terrain d'étude, une telle explication ne peut toutefois pas être invoquée à propos des aliments potentiellement disponibles dans les prairies ou les cultures de blé et de maïs, étant donné que celles-ci sont tout autant abondantes aux alentours des terriers principaux que des gîtes secondaires (Fig. 3.21). Il faudrait sans doute, pour tester plus en détail cette deuxième hypothèse, mettre en parallèle l'utilisation des terriers secondaires et l'exploitation d'aliments disponibles pendant un court laps de temps, tels que les cerises et les prunes dans les vergers. Ceci ne serait toutefois réalisable qu'en suivant de manière intensive (chaque nuit pendant 2 à 4 semaines) des animaux équipés de colliers-émetteurs. Le fait que les blaireaux (voir Chap. 5.3.6) et les renards (obs. pers.) de notre zone d'étude utilisent également voire exclusivement, en été et en automne, des sites de repos situés en surface nous amène à considérer une troisième hypothèse. Il se pourrait en effet que ces deux espèces exploitent des gîtes secondaires afin d'éviter l'accumulation d'ectoparasites (tiques, puces, mallophages; Butler et Roper 1996). Les animaux seuls ne s'attardant que très rarement devant leurs gîtes (obs. pers.), et les terriers secondaires se trouvant très souvent à quelques dizaines de mètres seulement d'une zone fermée (cultures, haie ou forêt), on comprend aisément qu'il n'est pas forcément nécessaire dans ce cas de choisir un emplacement masqué par la végétation. Pour le cas du renard, il est par ailleurs fort probable que le choix du site soit avant tout dicté par les caractéristiques du substrat, c'est-à-dire si possible la présence d'un sol meuble (Weber 1983).

Plus de 90% des terriers de la zone d'étude sont implantés dans des pentes, que ce soit en lisière de forêt, dans des haies, dans des ravins boisés ou encore dans des talus situés en zone ouverte. Il s'agit en fait d'une caractéristique observée dans la plupart des études sur la localisation des terriers de blaireaux (Anrys et Libois 1983, Bourand 1989, Monnier 1993, Do Linh San 1997, Good *et al.* 2001) ou de renards (Behrendt 1955, Stubbe 1965, Fuchs 1973, Eiberle 1975, Weber 1983, Pacquot et Libois 1986). Les situations à flanc de coteau facilitent en effet le drainage de l'eau de même que l'évacuation des déblais lors du creusement (Neal et Cheeseman 1996). La valeur de cette explication est encore renforcée lorsque l'on rappelle que la plupart des entrées des terriers étudiés sont localisées en haut ou en milieu de pente.

Soulignons pour terminer que les résultats relatifs à l'orientation des terriers se démarquent nettement de ceux obtenus dans d'autres régions où les animaux montrent une préférence pour les coteaux exposés au Sud, l'Est et/ou l'Ouest étant également bien représentés (Anrys et Libois 1983, Skinner *et al.* 1991, Monnier 1993, Do Linh San 1997). Il est toutefois difficile de savoir quels avantages blaireaux et renards retirent d'une telle situation. Les terriers exposés au soleil une bonne partie de la journée pourraient par exemple permettre aux animaux de bénéficier d'un apport de chaleur important du printemps à l'automne. Ce raisonnement perd toutefois tout son crédit si l'on se rappelle que les terriers principaux sont « protégés » par une couverture arborescente importante et que, contrairement à certains renards qui semblent apprécier les « siestes » au soleil (obs. pers.), les blaireaux ont plutôt tendance à rechercher la fraîcheur de leurs terriers. Les avantages thermiques pourraient en revanche être évoqués pour l'hiver, période pendant laquelle la majorité des terriers ne sont plus masqués par une végétation dense, et où la neige fond plus rapidement sur les versants suds. Dans la Broye, une majorité de sites sont en fait orientés au Nord/Nord-Ouest ou, à l'inverse, au Sud/Sud-Est. Ceci nous laisse penser que le choix des sites d'implantation est avant tout déterminé par les caractéristiques géomorphologiques de la région d'étude (présence et distribution des zones en pente, qualité du sol), et que la sélection d'une orientation particulière, pour autant que celle-ci puisse jouer un rôle, n'intervient qu'en dernier lieu. Dans ce contexte, on pourrait alors dire que les blaireaux de la Broye ont montré une préférence pour les rares sites exposés au Sud-Ouest et à l'Ouest.

3.4.3. Utilisation des terriers basée sur la présence d'indices

A quelle période de l'année doit-on s'attendre à ce que l'une ou l'autre espèce occupe le plus intensivement les terriers ? La fonction des terriers étant de fournir un lieu de repos, de refuge et de mise bas autant pour le blaireau (Roper 1992a) que pour le renard (Weber 1985), il est judicieux de penser que l'on devrait observer une utilisation plus marquée des gîtes en hiver (pour s'abriter du froid) ainsi qu'au printemps (naissance et élevage des jeunes). Nos résultats se conforment-ils à ces prévisions ?

Si l'on inspecte les courbes de l'évolution annuelle du pourcentage de terriers et de trous utilisés dans les figures 3.23 et 3.25, on remarque que les gîtes sont bel et bien plus activement fréquentés et exploités lors de la saison froide et à l'inverse significativement moins en été. En revanche, lors de la période de mise bas, seul le pourcentage de trous utilisés présente réellement une augmentation importante (exploration du terrier par les jeunes). L'absence de pic printanier dans la courbe des terriers utilisés peut s'expliquer par le fait que l'analyse sous-jacente prend en compte aussi bien les terriers principaux que les terriers secondaires, qui sont beaucoup plus nombreux. Ce déséquilibre entre les deux types de gîtes n'a que peu d'influence sur les résultats globaux relatifs à la période hivernale, car la protection contre le froid peut aussi bien être trouvée dans l'une ou l'autre catégorie de terriers (bien qu'il soit prouvé que l'influence de la température extérieure soit sensiblement moins importante dans les terriers principaux: Bevanger et Broseth 1998). Tel n'est pas le cas pour le printemps, puisque par définition la mise bas ne peut intervenir que dans les terriers principaux. Par ailleurs, dans la région d'étude, des naissances ne sont observées en moyenne qu'à 31 % des terriers principaux de blaireaux (voir Tabl. 4.11 dans le Chap. 4.3.7) et à 64 % des tanières de mise bas des renards (Do Linh San, in prep.). L'impact des naissances sur l'utilisation des terriers est donc en quelque sorte masqué par la prise en compte des nombreux terriers secondaires.

Un tel problème ne se pose plus lorsque l'on analyse les données relatives à l'évolution annuelle de l'utilisation des terriers principaux et secondaires de façon séparée. Ainsi, chez le renard, l'exploitation intensive des gîtes de mise bas est particulièrement manifeste en hiver et au printemps (Fig. 3.29 et 3.30). La présence d'un pic printanier dans la fréquentation des gîtes secondaires semble trouver son origine dans le fait que les mâles n'occupent pas le terrier de mise bas lorsque les renardeaux sont petits (début avril) et que les renardes déplacent parfois leur progéniture dans un terrier annexe lorsqu'elles suspectent un danger (début mai; Meia et Weber 1992, Blackbourn 1999, obs. pers.). On enregistre par ailleurs une légère augmentation de la fréquentation des deux catégories de terriers en août. Il est possible qu'il s'agisse là du résultat des mouvements exploratoires des renardeaux en phase de (pré-)dispersion.

Chez le blaireau, l'utilisation des terriers principaux est importante tout au long de l'année, à l'exception du mois de janvier et du début de l'été (Fig. 3.27 et 3.28). La diminution hivernale semble plutôt être liée à la baisse d'activité des animaux et à la réduction des sorties en surface (Ferrari 1997, Kowalczyk *et al.* 2003a) qu'à une diminution de l'occupation des TPB, et met en ce sens en évidence les limites de la méthode appliquée. La baisse estivale, à notre avis effective, pourrait quant à elle faire suite au départ du terrier natal par des animaux dispersants, ainsi qu'à l'utilisation prononcée de gîtes en surface. Le suivi de plusieurs animaux par radio-pistage nous a en effet permis de montrer que, de juin à octobre, les blaireaux de notre zone d'étude exploitent fréquemment des champs de blé et de maïs pour y passer la journée (voir Chap. 5.3.6). Ce comportement particulier explique peut-être aussi pourquoi les terriers secondaires connaissent également une baisse de fréquentation durant l'été en comparaison avec la fin de l'hiver et le printemps, époque à laquelle certains mâles

seraient potentiellement chassés du terrier principal par les femelles gestantes (Neal et Cheeseman 1996).

Au delà de la description détaillée des patrons annuels d'utilisation des gîtes souterrains par ces deux espèces de carnivores, mentionnons que notre étude confirme que les renards fréquentent moins intensivement les terriers que les blaireaux. En effet, autant les études basées sur le radio-pistage de certains individus (Weber 1985, Meia et Weber 1993) que sur le relevé d'indices aux terriers (Weber 1985, Goszczinsky et Wojtowicz 2001) ont montré que les renards occupent principalement les tanières en hiver pour s'abriter du froid, et au printemps pour la mise bas et l'élevage des jeunes. Les courbes annuelles de la présence d'odeur, de traces, de l'ensemble des indices de renard et d'utilisation des terriers par ce canidé sont d'ailleurs significativement corrélées avec l'évolution des températures mensuelles. En été et en automne, les renards se reposent généralement en forêt, dans des buissons, ou dans des cultures céréalières pendant la journée (Meia et Weber 1993, obs. pers.). Toutefois, comme nous l'avons mentionné plus haut, un tel comportement, plutôt rare chez le blaireau, était aussi répandu dans la population que nous avons étudiée. Nous pensons qu'il s'agit là de la raison pour laquelle le pourcentage moyen d'utilisation des terriers au cours de l'année n'était que légèrement plus élevé chez le blaireau (50%, contre 42% pour le renard).

3.4.4. Fréquence et intensité des indices au fil de l'année

Fréquence et intensité des indices trouvés

L'utilisation de deux « barèmes » différents dans notre appréciation des indices observés lors de notre étude n'était pas anodine. Notre but était de mettre en évidence d'éventuelles différences entre la fréquence d'occurrence et la quantité des indices laissés par les blaireaux et les renards. Nous savons maintenant que les paramètres « fréquence » et « intensité » sont intimement liés: à deux ou trois exceptions près, une présence plus (moins) fréquente des différents indices aux alentours des terriers prospectés est fortement corrélée avec une augmentation (diminution) de leur quantité. La conséquence majeure de ce résultat est qu'il n'est pas forcément nécessaire de tenir compte de la quantité des indices présents lorsque l'on réalise ce genre d'études, du moins pour les espèces étudiées. Nous pouvons dès lors nous permettre de commenter les différents résultats obtenus indépendamment des courbes « fréquence » et « intensité » puisque celles-ci connaissent toujours une évolution similaire.

Evolution annuelle des indices laissés par le blaireau et le renard

Au vu de ce qui vient d'être observé et expliqué, il paraît maintenant judicieux de s'attendre à ce qu'un nombre plus élevé d'indices soit observé lors des périodes de plus grande occupation des terriers par ces deux carnivores. Ceci s'avère parfaitement correct pour le printemps, où un pic marqué est aussi bien observé chez le blaireau (Fig. 3.39) que chez le renard (Fig. 3.41). Tel n'est pas la cas pour la période hivernale, puisque seule la courbe des indices laissés par le renard connaît réellement

une augmentation significative durant l'hiver. Les empreintes (Fig. 3.53 et 3.54) et l'odeur (Fig. 3.61 et 3.62) de ce canidé sont d'ailleurs respectivement observées et perçue très fréquemment à cette saison. Chez le blaireau, en revanche, la période hivernale coïncide plutôt avec une absence d'indices. Cette différence, comme nous l'avons souligné auparavant, tient au fait que le blaireau, contrairement au renard, accumule des graisses sous-cutanées durant l'automne et peut se permettre ainsi de n'être que peu actif durant l'hiver. Le pourcentage de nuits sans sortie y avoisine en effet les 40% et la durée des sorties ne dépasse que rarement 3 heures (Ferrari 1997).

La forte utilisation des terriers au printemps pour la mise bas et la différence de « stratégie énergétique » durant l'hiver n'expliquent cependant pas tout quant à la présence plus ou moins importante d'indices de ces deux espèces au cours de l'année.

Un aspect supplémentaire à considérer concerne l'activité sexuelle des animaux. Lorsque l'on inspecte les figures 3.49/3.50 et 3.59/3.60, on remarque en effet qu'il existe un léger décalage entre les pics principaux de dépôt de crottes relatifs aux deux espèces. Ceci provient du fait que leur période de rut est légèrement décalée, en janvier(-février) pour le renard, et en février-mars-(avril) pour le blaireau. Cela nous amène à conclure que l'abondance d'indices observés en hiver pour le renard est non seulement due à sa plus grande fréquentation des terriers, mais également à son comportement de patrouille et de marquage du territoire (Blaser 1975).

La présence de poils semble quant à elle être fortement dépendante des périodes de mue respectives des deux espèces: de juillet à janvier pour le blaireau (Maurel *et al.* 1986; Fig. 3.47) et d'avril à septembre pour le renard (Fig. 3.57/3.58). Le pic observé en avril ne se prolonge toutefois pas chez le renard, car les animaux s'installent dans les cultures céréalières dès le mois de mai. Il faut également noter que le regain d'activité devant le terrier au printemps lors de la sortie des jeunes (jeux) ainsi qu'en avril-mai et de juillet à octobre lors des travaux de terrassement (Fig. 3.23 et 3.25) semble également jouer un rôle dans la perte de poils par les animaux. En ce qui concerne les poussées d'activité de creusage du blaireau, justement, elles apparaissent à des périodes similaires ailleurs en Europe (Henry *et al.* 1988), mais les biologistes n'ont pas encore réussi à déterminer clairement les facteurs qui déclenchent ce comportement (Neal et Cheeseman 1996). Signalons qu'un pic « inhabituel » a été enregistré en décembre 2002 (Fig. 3.48) suite à des pluies très abondantes (voir Fig. 2.2) en octobre et novembre. Celles-ci ont provoqué l'inondation, puis l'effondrement de nombreuses galeries, obligeant les blaireaux à « réaménager » leurs terriers. Aucun patron n'a en revanche été observé chez le renard. De rares poussées d'activité de terrassement sont intervenues en janvier 2001 suite à l'obstruction des gueules des terriers par la neige, et en août 2002, peut-être par des renardeaux contraints à s'installer en périphérie de leur domaine natal (nouveaux terriers secondaires creusés).

Pour terminer, soulignons que la présence importante de trous de fouille et de grattis de blaireaux en janvier-février aux alentours des terriers semble être liée à des facteurs alimentaires et physiologiques. La nourriture se faisant encore rare à cette période, et les animaux pouvant encore puiser dans leurs réserves de graisse, ceux-ci se contentent alors de courts déplacements ponctués çà et là par une fouille active du sol.

L'étude des indices: une méthode d'avenir ?

Après une quarantaine d'années de recherches basées sur la radio-télémétrie, de plus en plus de biologistes s'emploient à développer des méthodes non invasives, visant à s'ingérer le moins possible dans la vie des animaux, que cela soit pour des raisons purement éthiques, ou parce que les « espèces-cibles » sont en danger. Beaucoup d'études sont ainsi axées sur des techniques moléculaires (actuellement les microsatellites) nécessitant la collecte de poils, de crottes ou de tissus sur des animaux morts (Frantz *et al.* 2003, sous presse; Wilson *et al.* 2003b). Une autre possibilité, qui est de plus en plus considérée, est de passer par la quantification des indices trouvés sur le terrain (Wilson *et al.* 2003a, Sadlier *et al.* 2004). Un article récent opère d'ailleurs une revue des travaux basés sur la présence d'indices pour évaluer la densité des populations de Carnivores terrestres (Wilson et Delahay 2001). Dans ce travail, à l'image du blaireau et du renard, nous avons pu démontrer que de telles études peuvent également s'avérer utiles pour définir des caractéristiques physiologiques, écologiques ou comportementales généralement déterminées au moyen de méthodes invasives, que cela soit en maintenant des animaux en captivité, ou en passant par une observation active des individus dans leur milieu naturel. Nous suggérons qu'une telle approche, simple et peu coûteuse, pourrait être d'une grande aide dans l'étude d'autres espèces fouisseuses peu connues ou pour lesquelles l'utilisation de la radio-télémétrie ou de l'observation directe ne sont pas envisageables.

3.4.5. Sélection de l'emplecement des latrines

De nombreux auteurs ont signalé l'importance des latrines dans la vie sociale des blaireaux (Roper *et al.* 1986, 1993, Stewart *et al.* 2001, 2002). Celles-ci, lorsqu'elles sont situées en périphérie des domaines vitaux ou sociaux, jouent en effet un rôle de marques territoriales. Les animaux y déposent alors leurs crottes, leur urine, ou encore les sécrétions de leurs glandes anales et subcaudales (Buesching et Macdonald 2001). Selon ces demiers auteurs, il ne fait pas de doute que toutes ces marques olfactives constituent le moyen de communication le plus développé chez ces mustélidés semi-fouisseurs, d'autant que celles-ci contiennent vraisemblablement des informations précises sur le sexe, l'âge, la condition corporelle, l'état reproductif ou encore le groupe d'appartenance des animaux les ayant déposées (Buesching *et al.* 2002b, 2002c). Pour que de telles marques soient réellement efficaces, il faut toutefois que celles-ci soient découvertes par de potentiels animaux « récepteurs ». Un moyen de faciliter la détection de ces signaux olfactifs consisterait donc à les déposer le long de structures paysagères bien définies, souvent employées par les blaireaux lors de leurs déplacements (Neal et Cheeseman 1996, obs. pers.). C'est effectivement ce que nous avons pu constater dans notre étude de sélection des latrines. Outre le fait que celles-ci étaient situées à 3 m en moyenne des coulées empruntées par les animaux, elles étaient installées significativement plus prés des lisières ou des chemins que les points au hasard. De telles observations avaient déjà été reportées par différents auteurs (Good *et al.* 2001, Stewart *et al.* 2001, Marassi et Biancardi 2002a).

4. Morphométrie et paramètres démographiques

4.1. INTRODUCTION

La démographie de nombreuses espèces animales peut révéler d'importantes disparités locales (Vaughan *et al.* 2000). Celles-ci traduisent des différences dans les contraintes qui s'exercent sur les populations. Leurs principales caractéristiques – densités, structures par âge et par sexe, etc. – sont liées aux mécanismes de la natalité, de la mortalité et surtout des échanges migratoires dépendant de facteurs tels que la prédation et la vie sociale. De manière générale, la connaissance de paramètres tels que la densité de population, le succès reproductif et l'importance de diverses causes de mortalité permet d'évaluer « l'état de santé » des populations, et de pouvoir prendre, le cas échéant, des mesures de protection lorsqu'une espèce est menacée (Sutherland 2000).

En ce qui concerne le blaireau, un modèle développé en Angleterre par Anderson & Trewhella (1985) prédit en fait certains cycles démographiques chez cette espèce, notamment en ce qui a trait au taux de natalité. Toutefois, les résultats obtenus sur le terrain par les biologistes ne confirment pas de telles prédictions. Comme le soulignent Griffiths et Thomas (1998), ceci ne semble guère étonnant si l'on se souvient que le régime alimentaire de ce mustélidé n'est pas directement dépendant d'espèces de rongeurs ou de gibier ailé qui sont elles-mêmes soumises à des cycles démographiques marqués. Les deux auteurs soulignent par ailleurs que des études de longue durée ayant trait à la dynamique démographique des blaireaux n'ont été entreprises que dans des zones de forte densité situées dans le sud-ouest de l'Angleterre (Harris et Cresswell 1987, Cheeseman *et al.* 1987, Rogers *et al.* 1997b, Macdonald et Newman 2002). Le comportement des blaireaux dans des conditions de faible densité est très peu connu et est peut-être différent, comme c'est apparemment le cas de l'organisation sociale (Woodroffe et Macdonald 1993, Do Linh San 2002a, 2004).

Dans le but de contribuer quelque peu à combler cette lacune, nous avons entrepris de définir aussi précisément que possible la dynamique de population des blaireaux vivant dans la Broye. Cette étude ayant nécessité la collecte de cadavres et la capture d'animaux, nous en avons profité pour également relever une série de paramètres morphopondéraux et crâniométriques, des données qui s'avèrent souvent précieuses pour la mise en évidence de variations biogéographiques (Huggett 1998) au sein d'espèces qui, comme le blaireau, possèdent une vaste répartition géographique.

4.2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

4.2.1. Piégeage et collecte de cadavres

Une grande partie des données présentées dans ce chapitre ont été obtenues grâce au piégeage de blaireaux, et surtout à la collecte de cadavres. Les captures ont été effectuées entre le 30 juin 1999 et le 16 juin 2003 au moyen de collets placés à proximité des terriers. Nous ne nous attarderons toutefois pas ici sur la description des pièges et de la technique de piégeage, puisque cela sera fait de manière détaillée dans les chapitres 5.2.1 à 5.2.5. Les cadavres ont quant à eux été collectés sur une période

de 5 ans, entre le 1er avril 1999 et le 31 mars 2004. Ceux-ci, provenant d'une grande partie de la plaine broyarde (dont l'ensemble de notre terrain d'étude), ont été découverts morts sur la route et ramassés par les cantonniers, les policiers ou parfois les surveillants de la faune, puis acheminés au Centre des déchets carnés de Payerne (Fig. 4.1 et 4.2). Un certain nombre d'animaux tués dans le cadre de tirs de gestion (principalement durant le mois de juillet) y étaient également déposés par les gardes-faune. Finalement, nous avons nous-même récupéré une dizaine de blaireaux tués par des automobiles dans la zone d'étude. L'ensemble des animaux étaient stockés par M. C.-H. Rollier dans une chambre froide jusqu'à notre passage. Grâce à la bonne volonté et à l'aide précieuse des cantonniers et des surveillants de la faune, la date et l'endroit précis de la mort (localité et lieu-dit) nous furent le plus souvent communiqués.

D'avril 1999 à mars 2001, les cadavres ne furent pas mis systématiquement de côté, et nos visites furent très irrégulières, si bien que que le nombre d'animaux inspectés ne fût pas très conséquent. D'avril 2001 à fin mars 2004 en revanche, près de 95% des animaux collectés purent être examinés sur une base hebdomadaire (de mars à octobre) ou bihebdomadaire (de novembre à février). Ceci nous a donc permis d'effectuer un suivi très précis sur 3 cycles annuels.

4.2.2. Examen des animaux et mesures morphopondérales

Jusqu'à mars 2001, les blaireaux étaient ramenés à l'animalerie de l'Université de Neuchâtel pour y être analysés. M. Rollier nous ayant gracieusement mis une surface de travail à disposition, les examens furent par la suite directement effectués au centre d'écarissage.

Tous les animaux ont fait l'objet de diverses mensurations corporelles standards (voir Tabl. 4.1). Le poids a été mesuré à l'aide d'un dynamomètre (Pesola; charge maximale: 20 kg) avec une précision de ± 50 g. Les mesures de la longueur du corps, de la queue et de la circonférence du cou ont été effectuées avec un ruban métrique souple (gradué au millimètre) avec une précision estimée à ± 1 cm pour le corps, et ± 0.5 cm pour la queue et le cou. La hauteur de l'oreille et les diverses dimensions des pieds ont quant à elles été mesurées au moyen d'un pied à coulisse avec une précision de ± 1 mm. Finalement, les oreilles, le cou, la face ventrale et l'intérieur des pattes ont fait l'objet d'une inspection quant à la présence éventuelle d'ectoparasites. L'examen du pelage dorsal a en revanche été rapidement abandonné, tant celui-ci aurait demandé un investissement en temps important pour qu'un dénombrement des parasites soit suffisament précis (non pas parce que leur nombre était nécessairement important, mais en raison de la difficulté de les repérer de manière systématique). Les valeurs présentées dans ce travail doivent donc être considérées comme minimales. Le genre (tiques, mallophages, puces) et le nombre de parasites ont été consignés. Nous avons renoncé à déterminer les parasites jusqu'au niveau de l'espèce, cette démarche ayant déjà été effectuée par Ferrari (1997) dans notre pays, et par d'autres auteurs ailleurs en Europe (pour une revue, voir Hancox 1980).

Figure 4.1. Le Centre des déchets carnés de Payerne (vue extérieure).

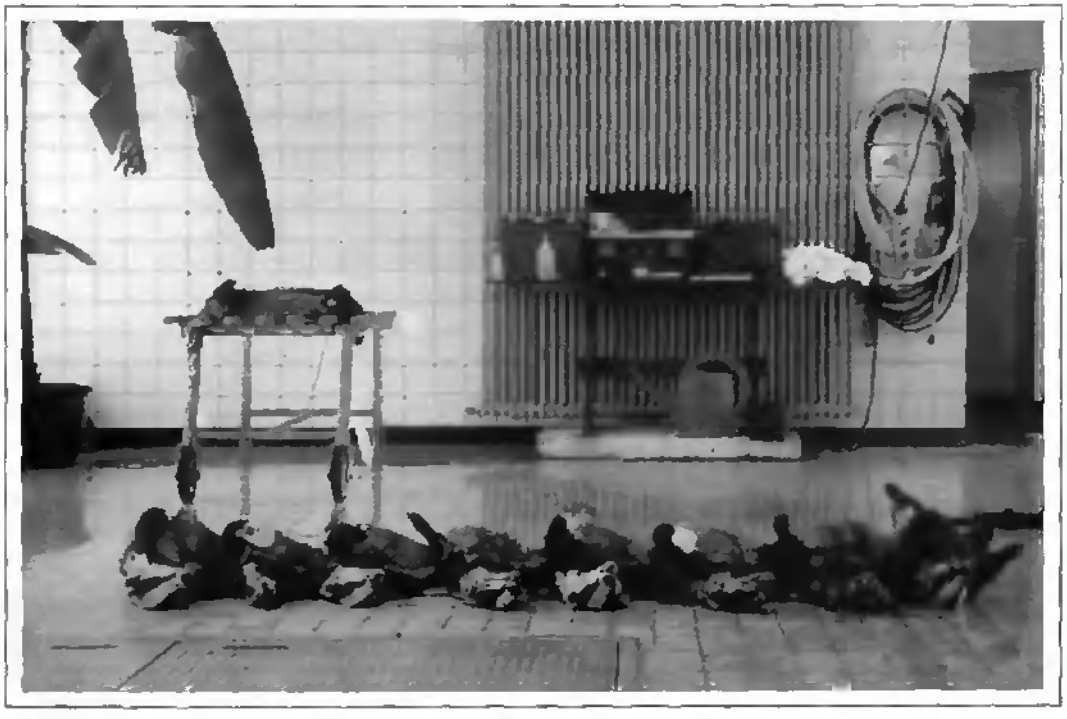


Figure 4.2. Le Centre des déchets carnés de Payerne (vue intérieure).

Tableau 4.1. Paramètres considérés pour l'étude morphométrique.

N°	Variables	Description
1.	Poids	Poids (kg)
2.	LC	Longueur du corps (cm)
3.	LQO	Longueur de la queue jusqu'à l'extrémité de la demière vertèbre (cm)
4.	LQP	Longueur de la queue jusqu'à l'extrémité du pinceau caudal (cm)
5.	CC	Circonférence du cou (cm)
6.	HO1	Hauteur de l'oreille, de la base à la pointe, face postérieure (mm)
7.	HO2	Hauteur de l'oreille, en diagonale, face antérieure (mm)
8.	LEAG	Largeur de l'empreinte antérieure gauche (mm)
9.	EAG	Longueur de l'empreinte antérieure gauche (mm)
10.	LPAG	Longueur de la patte antérieure gauche (mm)
11.	LPAGG	Longueur de la patte antérieure gauche, griffes comprises (mm)
12.	GAG	Longueur de la griffe médiane de la patte antérieure gauche (mm)
13.	LEAD	Largeur de l'empreinte antérieure droite (mm)
14.	EAD	Longueur de l'empreinte antérieure droite (mm)
15.	LPAD	Longueur de la patte antérieure droite (mm)
16.	LPAGD	Longueur de la patte antérieure droite, griffes comprises (mm)
17.	GAD	Longueur de la griffe médiane de la patte antérieure droite (mm)
18.	LEPG	Largeur de l'empreinte postérieure gauche (mm)
19.	EPG	Longueur de l'empreinte postérieure gauche (mm)
20.	LPPG	Longueur de la patte postérieure gauche (mm)
21.	LPPGG	Longueur de la patte postérieure gauche, griffes comprises (mm)
22.	GPG	Longueur de la griffe médiane de la patte postérieure gauche (mm)
23.	LEPD	Largeur de l'empreinte postérieure droite (mm)
24.	EPD	Longueur de l'empreinte postérieure droite (mm)
25.	LPPD	Longueur de la patte postérieure droite (mm)
26.	LPPGD	Longueur de la patte postérieure droite, griffes comprises (mm)
27.	GPD	Longueur de la griffe médiane de la patte postérieure droite (mm)

4.2.3. Préparation des crânes

Une fois les mesures morphométriques terminées, la tête de l'animal était prélevée, puis dépecée à l'aide d'un scalpel chirurgical. Les scalps étaient conservés en vue d'analyses futures (variations individuelles voire sexuelles dans le patron de coloration du visage et de la truffe). Une grande partie des muscles, de la graisse, du cartilage, des tendons ainsi que les yeux, la langue et la peau du palais étaient finalement débarrassés à l'aide d'un couteau tranchant, de ciseaux de dissection et d'un scalpel.

Les crânes ont ensuite été acheminés au Musée d'Histoire Naturelle de Genève, où M. M. Gillioz les a soigneusement préparés en plusieurs étapes:

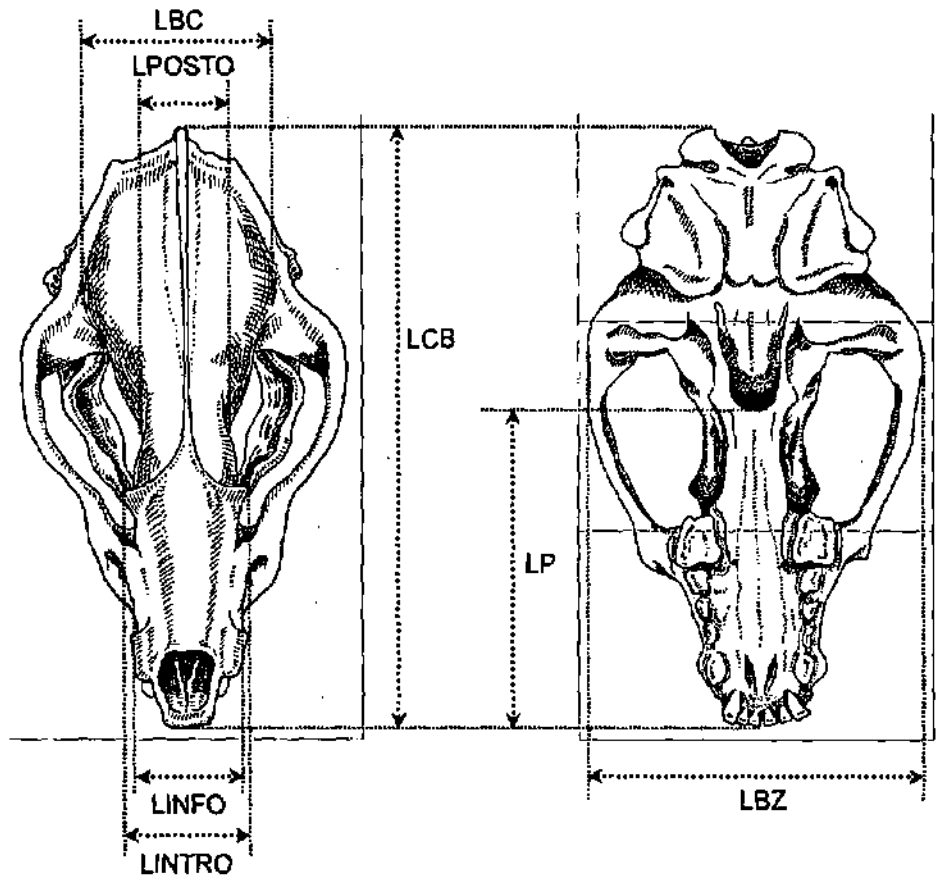
1. Les crânes ont tout d'abord été « désaignés » pendant 2 à 3 jours à l'eau courante. Ce procédé préliminaire permet d'éviter l'apparition de tâches brunâtres (sang) sur les pièces squelettiques.
2. Ils ont ensuite été plongés pendant deux à quatre jours dans un bac rempli d'eau additionnée d'une pointe de couteau de papaïne, le tout placé dans une étuve réglée à 38 °C. L'enzyme utilisée agit ainsi rapidement et élimine toutes les parties non osseuses résiduelles.
3. Finalement, les crânes ont été placés dans une casserole contenant de l'eau et environ 3 cuillères à café de perborate de sodium ($NaBO_3.4H_2O$). L'ensemble était amené à ébullition, et ensuite une cuillère à café d'eau oxygénée (concentration: 30%) y était rajoutée. La cuisson durait de 2 à 5 minutes, puis le crâne était rincé à l'eau chaude. Cette étape finale était réalisée dans le but de dégraisser, blanchir, désinfecter et « éliminer » quelque peu l'odeur désagréable des crânes.

4.2.4. Mensurations crâniennes

Le tableau 4.2 dresse la liste des divers paramètres crâniométriques considérés, alors que la figure 4.3 indique de quelle façon ceux-ci ont été mesurés. Le choix a été opéré sur la base d'études crâniométriques précédentes réalisées sur le blaireau (Hell et Paule 1989, Lynch *et al.* 1996, Hofmann 1999). Les mesures ont été faites à l'aide d'un pied à coulisse numérique (Technocraft) avec une définition de ± 0.01 mm et une précision de ± 0.03 mm.

Tableau 4.2. *Paramètres considérés pour l'étude crâniométrique.*

N°	Variables	Description
1.	LCB	Longueur condylobasale (mm)
2.	LBZ	Largeur bizygomatique (mm)
3.	RLALO	Rapport largeur bizygomatique/longueur condylobasale
4.	LINFO	Largeur infraorbitaire (mm)
5.	LINTRO	Largeur interorbitaire (mm)
6.	LPOSTO	Largeur postorbitaire (mm)
7.	RPOSTINT	Rapport largeur postoribtaire/largeur interorbitaire (mm)
8.	LMAND	Longeur mandibulaire (mm)
9.	HMAND	Hauteur mandibulaire (mm)
10.	LBC	Largeur de la boîte crânienne (mm)
11.	HC	Hauteur du crâne (mm)
12.	LP	Longueur du palais (mm)
13.	HCS	Hauteur de la crête sagittale (mm)



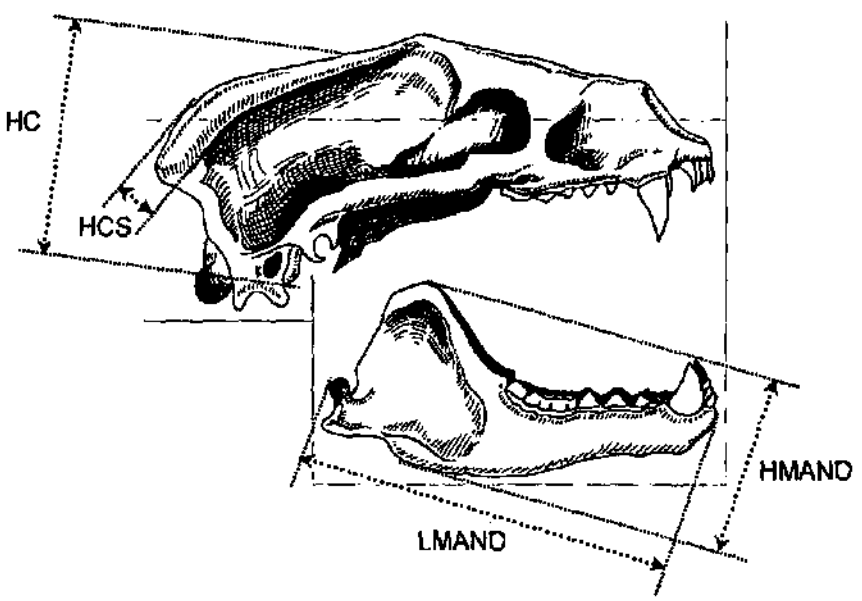


Figure 4.3. Illustration des mesures effectuées sur les crânes des blaireaux. La signification des abréviations est donnée dans le tableau 4.2. *Dessins: G. Veya.*

4.2.5. Détermination de l'âge

Nous avons estimé l'âge des animaux par examen de l'usure des dents (Stubbe 1965, Hancox 1988a, 1988b; Fig. 4.4) en affinant ponctuellement notre diagnostic sur la base de critères complémentaires (Graf et Wandeler 1982, Lüps *et al.* 1987). Les incisives inférieures et la molaire supérieure présentent en effet des tables d'usure caractéristiques qui permettent de définir au minimum trois classes d'âge (Harris et Cresswell 1987): 0-1 an (jeune), 1-2 ans (subadulte), plus de 2 ans (adulte). Afin d'améliorer la précision de nos déterminations, des exercices préalables ont été réalisés au Musée d'Histoire Naturelle de Berne sur une centaine de crânes d'âge connu.

La détermination des jeunes n'a posé aucun problème, car ceux-ci sont généralement reconnaissables par d'autres critères: poids et taille inférieurs (surtout pour les individus âgés de moins de 6 mois), sutures du crâne incomplètement fermées, mâchoire inférieure non solidaire du reste du crâne, crête sagittale non développée (avant l'âge de 10 mois) ou trés basse, os pénien plus court chez les mâles (Hancox 1987), etc. La distinction la plus difficile à effectuer concernait les subadultes et les tout jeunes adultes, le patron d'usure des dents à cet âge pouvant fortement dépendre des habitudes alimentaires individuelles (Da Silva et Macdonald 1989, Harris *et al.* 1992a). Par principe, en cas de doute, nous avons considéré les individus examinés comme des adultes. La proportion adultes/subadultes présentée dans ce travail doit donc être considérée comme potentiellement légèrement biaisée en faveur des adultes.

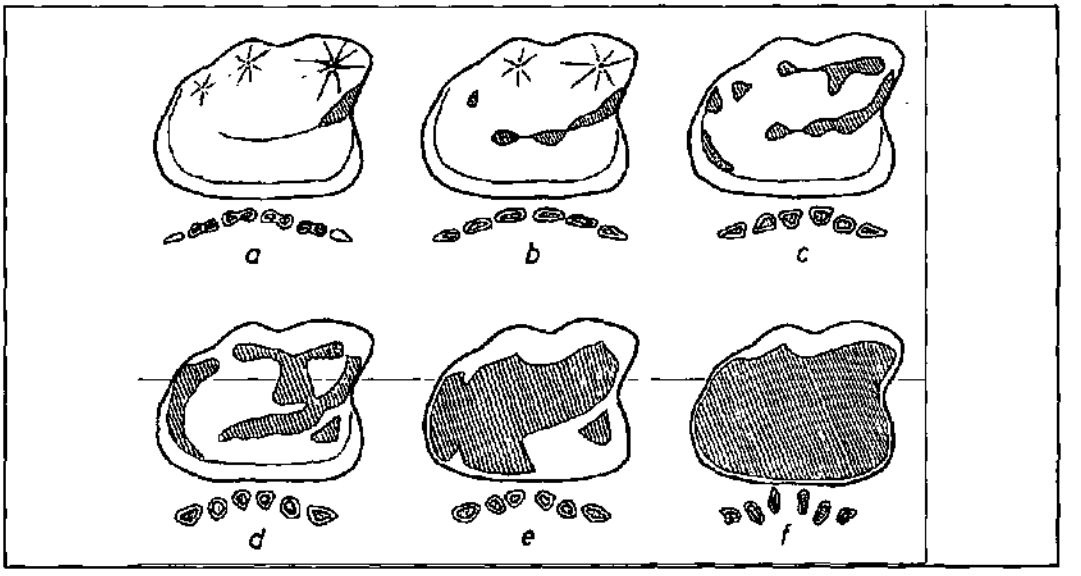


Figure 4.4. Représentation schématique des catégories d'usure de la première molaire supérieure (M^1, en haut) et des incisives inférieures (en bas) chez le blaireau. *a*: 7 à 9 mois; *b*: 19 à 21 mois, *c* = 31 à 33 mois, *d-f* = plus de 3 ans. *Tiré de Stubbe (1965).*

4.2.6. Sex-ratio et dynamique de population

Paramètres relevés sur des cadavres et des animaux capturés

Le sexe de l'animal a été déterminé par observation des organes sexuels (présence ou absence de testicules, distance séparant le prépuce ou la vulve de l'anus). En effet, aucun autre critère externe ne permet de distinguer mâles et femelles de façon certaine (Lüps 1989, Neal et Cheeseman 1996). Pour les mâles, l'activité sexuelle a été évaluée en fonction de la position des testicules (descendus dans le scrotum ou en position abdominale; Revilla *et al.* 1999). Le baculum (os pénien) a été prélevé pour d'éventuelles analyses futures. Pour le cas des femelles, nous avons porté une attention toute particulière à la taille des tétines (Woodroffe 1995, Woodroffe et Macdonald 1995a, 1995b, Revilla *et al.* 1999). Celles-ci sont effet « sous-développées » (largeur: 2-3 mm, hauteur: 2-3 mm) chez les femelles n'ayant encore jamais eu de jeunes. Les femelles allaitantes ou ayant allaité présentent quant à elles des tétines étirées (largeur: 0.7-1.4 cm, hauteur: 1.1-2.8 cm). Celles-ci se rétractent ensuite pour atteindre environ 0.5 x 0.5 cm à partir de juillet-août. Ces signes distinctifs nous ont ainsi permis de classer les femelles de la façon suivante: 1) femelles n'ayant jamais mis bas, 2) femelles ayant mis des jeunes au monde durant l'année considérée et 3) femelles ayant eu au moins une fois des blaireautins par le passé. La première catégorie était facile à déterminer. La seconde l'était principalement d'avril à juin. À partir du mois de juillet, à l'exception des cas où les tétines étaient encore très allongées et où des traces de griffes (laissées par les jeunes lors de la tétée) étaient visibles, nous avons, par mesure de prudence, classé les femelles dans la troisième catégorie. En 2003 toutefois, l'utérus des femelles a été prélevé et disséqué, l'absence ou la présence de cicatrices placentaires (Wandeler et Graf 1982, Page *et al.* 1994) confirmant ou infirmant notre diagnostic. De manière générale, et au vu de ce qui a été dit, les taux annuels de reproduction évalués dans ce travail doivent être considérés comme des valeurs minimales. Par ailleurs, nos données ne tiennent pas compte d'éventuelles pertes postnatales des jeunes.

Paramètres relevés dans le terrain

Chaque année, dès le début du printemps, nous avons visité une à plusieurs fois par semaine tous les terriers connus à la recherche d'indices de présence d'une éventuelle portée de jeunes (observations directes, places de jeux (Fig. 4.5), crottes, empreintes de petites dimensions, etc.).

De 1999 à 2002, l'accent a été mis avant tout sur la détermination du pourcentage annuel de portées en relation avec le nombre total de terriers principaux ou de groupes familiaux étudiés. Des affûts et des sessions de piégeage – réalisées au moyen de collets dans le but de capturer principalement des adultes (pour plus de détails, voir Chap. 5.2.1) – nous ont par ailleurs permis d'obtenir des informations sur la taille des portées et sur la période de mise bas. Quelques données supplémentaires ont été récoltées grâce à des cadavres acheminés au Centre des déchets carnés de Payerne pendant la période d'étude. Dès 2003, un effort particulier a été fourni afin de

déterminer aussi précisément que possible la taille de quelques portées. Ceci a été rendu possible grâce à l'aide de collègues, d'étudiants et d'autres personnes intéressées. Les terriers où la présence de jeunes était fortement soupçonnée ont ainsi fait l'objet de 3 à 5 observations crépusculaires étalées sur 2 à 6 semaines entre mi-avril et mi-juin. Les résultats de ces observations nous ont confirmé qu'un seul affût fructueux ne suffisait pas pour connaître le nombre précis de blaireautins, certains d'entre eux, plus « timides », pouvant émerger plus tardivement. Pour cette raison, la plupart des observations relatives à la taille des portées effectuées entre 1999 et 2002 ne seront pas considérées.

L'âge des blaireautins observés ou capturés en avril-mai a été estimé en nous basant sur leur taille et leur poids (références: Lüps 1983, Robin 1983, Lüps et Wandeler 1993), ou encore leur adresse et leur type de déplacements aux alentours du terrier. D'après de nombreux auteurs (revue dans Neal et Cheeseman 1996), en effet, les blaireautins ne s'aventurent en surface qu'à partir de l'âge de 8 ou 10 semaines, période à laquelle ils sont encore très maladroits et ne s'éloignent que très peu des entrées principales du terrier de mise bas. Des observations réitérées entre avril et juin, couplées à des données obtenues sur des animaux piégés, nous ont par ailleurs permis d'acquérir une certaine expérience, et de réévaluer *a posteriori* l'âge des jeunes. La date probable des naissances a été ensuite déterminée en soustrayant l'âge estimé à celle de la première observation ou de la première capture annuelle.

Figure 4.5. Les entrées des terriers principaux où une mise bas a eu lieu sont caractérisées par la présence de places de jeux (sol tassé et végétation piétinée). Photo prise au terrier de « Forel II ».

Calcul de divers paramètres démographiques

Nous avons tenté de définir divers paramètres démographiques caractérisant la population broyarde de blaireaux en nous référant aux données obtenues grâce aux captures et aux cadavres. La base des calculs est de l'année 2001, où la population a fait l'objet du suivi le plus précis quant à la détermination du nombre moyen de blaireaux par unité sociale. La grandeur de la population en 2001 a été ainsi calculée en multipliant le nombre moyen d'individus/terrier (voir Chap. 4.3.9 et 5.3.8) par le nombre de terriers de mise bas recensés (voir Chap. 3.3.1). Pour les autres années, nous avons soustrait ou additionné le recrutement net minimal (nombre de jeunes survivants – nombre d'adultes/subadultes tués sur les routes) de l'effectif obtenu pour 2001. Pour calculer le nombre de jeunes produits chaque année, nous avons multiplié le taux annuel de portées (pourcentage de TPB avec reproduction) par le nombre moyen de jeunes par portée. Le nombre de jeunes survivants a été estimé en admettant que 30% des jeunes âgés de plus de 8 semaines ne passent pas le cap de leur première année de vie (Rogers *et al.* 1997b). Les données sur la mortalité routière ont été obtenues grâce aux indications fournies par les cantonniers, policiers ou gardes-faune (localité et lieu-dit de l'accident). Afin d'évaluer les pertes moyennes par unité sociale dues au trafic routier, les cadavres ont été « attribués » au TPB (ou au groupe de TPB) le plus proche. Une fois connu le recrutement net minimal, et donc les effectifs pour 1999, 2000, 2002 et 2003, nous avons calculé le taux d'évolution de la population. Nous l'avons comparé, ainsi que les effectifs annuels, avec le taux d'évolution et les effectifs attendus dans notre terrain d'étude calculés sur la base de la mortalité routière dans l'ensemble de la plaine de la Broye (en admettant une relation linéaire entre le nombre de blaireaux accidentés et la grandeur de la population). La connaissance des effectifs annuels nous a également permis de calculer la densité de population, ainsi que le nombre de blairelles adultes, le sex-ratio (voir Chap. 4.3.4) et la structure d'âge (voir Chap. 4.3.5) ayant été préalablement déterminées. Ceci nous a finalement permis d'estimer le nombre de femelles mettant bas chaque année (servant de contrôle pour les résultats obtenus sur les cadavres), le nombre de jeunes par femelle mature, ainsi que le taux reproductif brut (défini comme le nombre de jeunes âgés de plus de 2 mois engendrés chaque année divisé par le nombre d'adultes et de subadultes).

4.2.7. Analyses statistiques

En plus des statistiques descriptives standards calculées pour l'ensemble des collectifs étudiés (cadavres, animaux piégés, mâles, femelles, adultes, subadultes, jeunes), nous avons cherché à savoir si nos résultats variaient en fonction du sexe et de l'âge des individus, ainsi que de la saison. L'année a ainsi été subdivisée en saisons météorologiques: hiver (décembre, janvier, février), printemps (mars, avril, mai), été (juin, juillet, août) et automne (septembre, octobre, novembre).

Pour le traitement statistique des données, nous avons utilisé le test T de Student pour comparer deux échantillons non-appariés. Le test H de Kruskal-Wallis (petits échantillons) et l'analyse de variance (One-Way ANOVA) ont quant à eux été

appliqués pour la comparaison de plusieurs échantillons indépendants. Des comparaisons multiples subséquentes par couples des données (Bonferroni Post Hoc tests) ont été effectuées en cas de variations significatives mises en évidence par l'analyse de variance. Finalement, le test du Chi carré et le Chi carré d'ajustement (avec correction de Yates pour les tables 2 x 2) ont été employés pour tester respectivement l'indépendance de deux ou plusieurs distributions observées, et l'indépendance d'une distribution observée par rapport à une distribution uniforme.

4.3. RÉSULTATS

4.3.1. Cadavres et causes de mortalité

Sur l'ensemble de la période d'étude, un total de 210 cadavres de blaireaux provenant de la Broye ont pu être collectés. Dans la plupart des cas (81.4%, n = 171), la cause de la mort est le trafic automobile. Trente-cinq animaux (16.7%) ont quant à eux été tirés par les gardes-faune, mais ceci généralement en dehors des limites de notre terrain d'étude. Deux animaux ont été happés par le train (1.0%), alors que la cause de la mort des deux derniers individus est inconnue (1.0%). Signalons finalement que des données ont également pu être récoltées grâce au piégeage de 19 autres blaireaux dans le cadre de l'étude radio-télémétrique (voir Chap. 5.3.1). Huit d'entre eux ont toutefois trouvé la mort. Quatre ont été accidentés sur la route, un jeune est probablement mort de famine, et les trois derniers cas résultent malheureusement d'accidents survenus lors de l'anesthésie.

4.3.2. Caractéristiques morphopondérales

Pour les besoins de nos analyses, les différents blaireaux examinés ont été subdivisés en trois catégories, en fonction de leur âge. Il s'agit des individus adultes (n = 145), des subadultes (n = 24) et des jeunes animaux (n = 34). Les blaireaux subadultes présentaient un poids, une circonférence du cou et des longueurs des pieds significativement inférieurs à ceux des adultes (test T de Student, $p < 0.05$). Toutefois, afin de pouvoir établir des comparaisons avec d'autres études, mais également car la différenciation entre adultes et subadultes n'était pas toujours aisée à faire, certains paramètres seront présentés en regroupant ces deux catégories. Des statistiques descriptives détaillées des caractéristiques morphopondérales des adultes et/ou subadultes étudiés sont consignés dans les Annexes 12 à 16. À l'exception du poids, aucune valeur moyenne n'a été calculée pour les jeunes, ceux-ci présentant de trop grandes disparités selon leur âge.

Dimorphisme sexuel

Le tableau 4.3 présente le poids et une sélection de mensurations corporelles relevées sur les blaireaux adultes/subadultes capturés ainsi que sur les cadavres collectés. Le

rapport entre les données mesurées sur les mâles et les femelles respectivement (M/F) varie de 0.94 à 1.13, pour une moyenne 1.03 ± 0.04 (n = 27), indiquant ainsi un dimorphisme sexuel peu marqué chez cette espèce. Sur 27 mensurations effectuées, seuls 5 paramètres se sont avérés supérieurs chez les femelles (LQO, LQP, HO1, HO2, GAD; Annexes 13 et 14). Deux différences étaient statistiquement significatives: la longueur de la queue sans le pinceau caudal (LQO; test T de Student, $p < 0.01$) et la hauteur verticale de l'oreille (HO1; $p < 0.001$). Pour terminer, soulignons que le rapport des écart-types – en moyenne 0.94 ± 0.10 (min = 0.75, max = 1.13, n = 27) – suggère que le degré de variation est plus important chez les blaireIles.

Tableau 4.3. Caractéristiques morphopondérales des blaireaux adultes/subadultes dans la Broye. M/F = rapport entre les mensurations relevées sur les mâles (M) et sur les femelles (F) respectivement (= index du dimorphisme sexuel). La comparaison statistique des moyennes a été effectuée avec le test T de Student. n = nombre d'animaux mesurés, $\bar{x}$ = moyenne, s = écart-type, * = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$, *** = $p < 0.001$, n.s. = non significatif.

		Mâles			Femelles			M/F	p
		n	$\bar{x}$	s	n	$\bar{x}$	s		
Poids	kg	86	12.63	2.19	103	11.58	2.23	1.09	**
Longueur du corps	cm	83	82.46	3.22	93	79.09	3.97	1.04	***
Longueur de la queue[1]	cm	83	15.65	1.57	93	16.34	1.75	0.96	**
Longueur de la queue[2]	cm	82	21.18	2.08	93	21.72	2.05	0.98	n.s.
Circonférence du cou	cm	82	31.18	2.03	93	30.21	2.01	1.03	**
Hauteur de l'oreille	mm	82	38.24	3.78	89	40.53	3.72	0.94	***
Longueur pied antérieur g.	mm	84	81.42	3.66	89	79.42	3.80	1.03	**
Largeur pied antérieur g.	mm	79	46.14	2.49	81	43.68	3.19	1.06	***
Longueur griffe antérieure g.[3]	mm	84	17.51	2.90	89	17.43	2.98	1.00	n.s.
Longueur pied postérieur g.	mm	83	110.94	4.11	89	107.79	3.97	1.03	***
Largeur pied postérieur g.	mm	78	41.42	2.81	81	39.49	3.48	1.05	***
Longueur griffe postérieure g.[3]	mm	82	7.93	2.10	89	7.01	1.98	1.13	**

[1]sans pinceau caudal, [2]avec pinceau caudal, [3]griffe médiane

Variations pondérales

Le poids annuel moyen des blaireaux (mâles et femelles adultes/subadultes confondus) équivaut à 12.04 ± 2.27 kg (n = 75), avec des valeurs extrêmes de 7.20 et 20.4 kg, respectivement. Le poids le plus bas est enregistré au printemps ($\bar{x}$ = 11.15 kg, s = 1.57 kg, min = 7.80 kg, max = 16.50 kg, n = 69). Il augmente légèrement en été ($\bar{x}$ = 11.64 kg, s = 1.81 kg, min = 7.20 kg, max = 16.10 kg, n = 85) puis beaucoup plus fortement en automne ($\bar{x}$ = 15.27 kg, s = 2.41 kg, min = 9.70 kg, max = 20.40 kg, n = 27) suite à l'accumulation de graisses sous-cutanées (Fig. 4.6 à 4.8). Celles-ci sont

progressivement résorbées en hiver, ce qui se traduit par un poids plus faible durant cette saison ($\bar{x}$ = 12.96 kg, s = 1.70 kg, min = 10.70 kg, max = 15.60 kg, n = 9). Les différences observées sont significatives (ANOVA, d.l. = 3, F = 35.988, $p < 0.001$). Des comparaisons multiples par couples de saisons montrent que le poids est significativement plus lourd en automne que lors de toutes les autres saisons (hiver: $p < 0.01$, printemps et été: $p < 0.001$). Le poids est également significativement plus lourd en hiver qu'au printemps ($p < 0.05$). Toutes les autres comparaisons inter-saisonnières ne sont pas significatives ($p > 0.05$). À chaque saison, les mâles sont plus lourds que les femelles (Fig. 4.6). L'index du dimorphisme sexuel pour le poids varie toutefois au fil de l'année. Il est minimal en automne (1.02), maximal en hiver (1.20), et intermédiaire au printemps (1.09) et en été (1.10).

L'évolution mensuelle du poids des blaireautins est présentée dans le tableau 4.4. Les différences observées entre mai et septembre sont statistiquement significatives (Kruskal-Wallis, d.l. = 5, $\chi^2 = 23.037$, $p < 0.001$).

Tableau 4.4. Croissance pondérale mensuelle des blaireautins dans la Broye (n = 34). n = nombre de blaireaux examinés.

	Mai n = 2	Juin n = 2	Juillet n = 15	Août n = 10	Septembre n = 2	Octobre n = 2
Poids (kg)	3.450	4.875	6.490	8.205	9.700	11.925

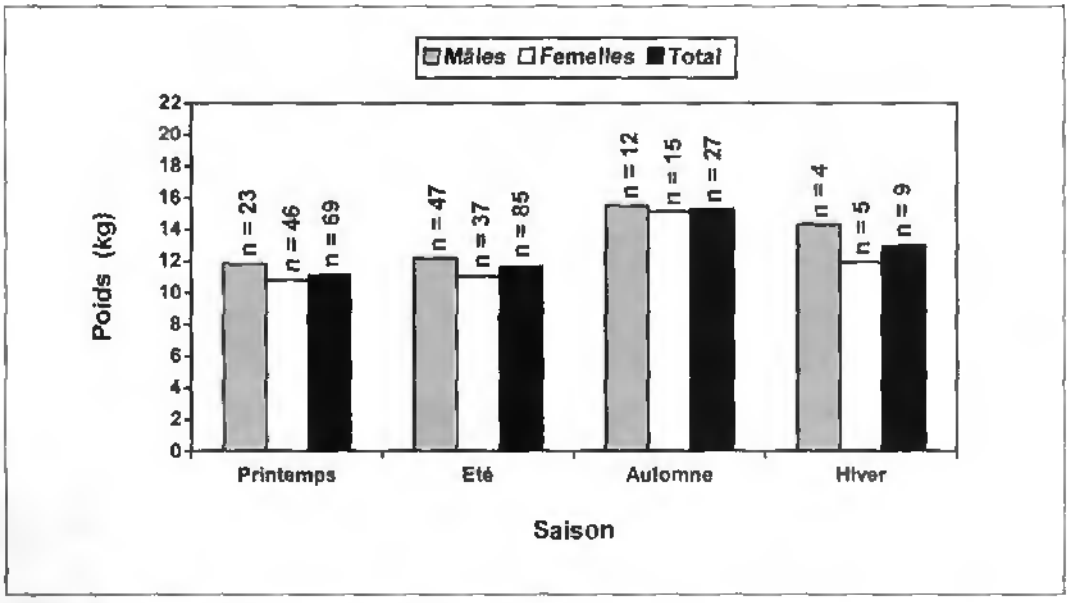


Figure 4.6. Évolution saisonnière du poids des blaireaux.

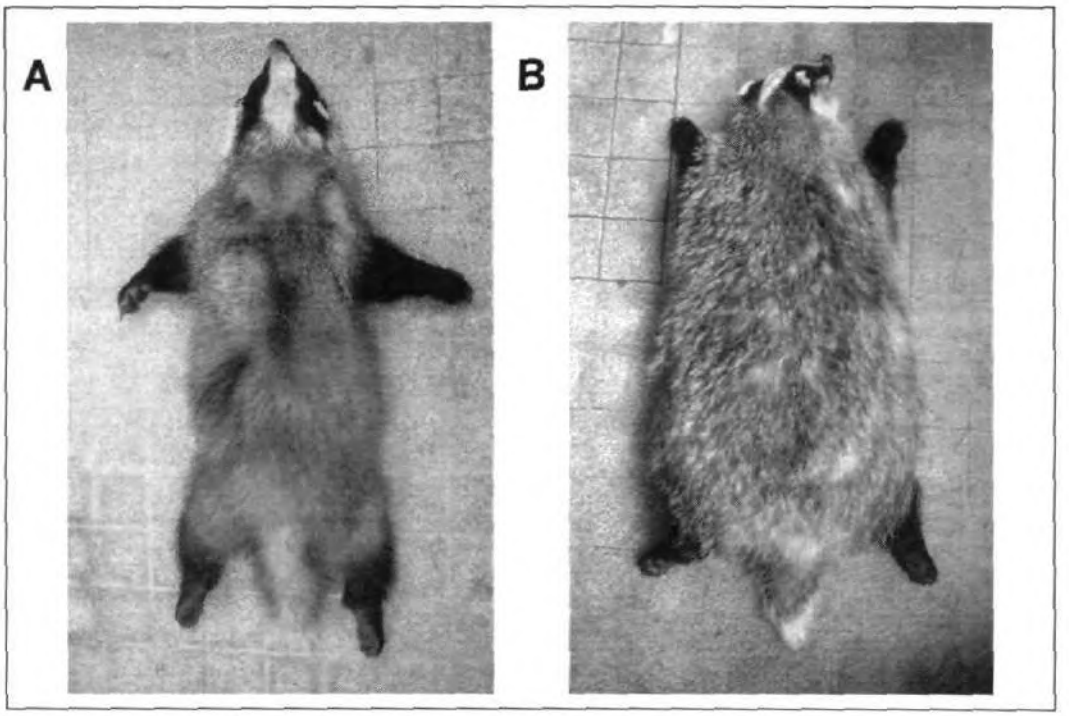


Figure 4.7. Illustration des variations pondérales du blaireau dans la Broye. A: femelle de 10.5 kg au printemps; B: femelle de 20.4 kg en automne.

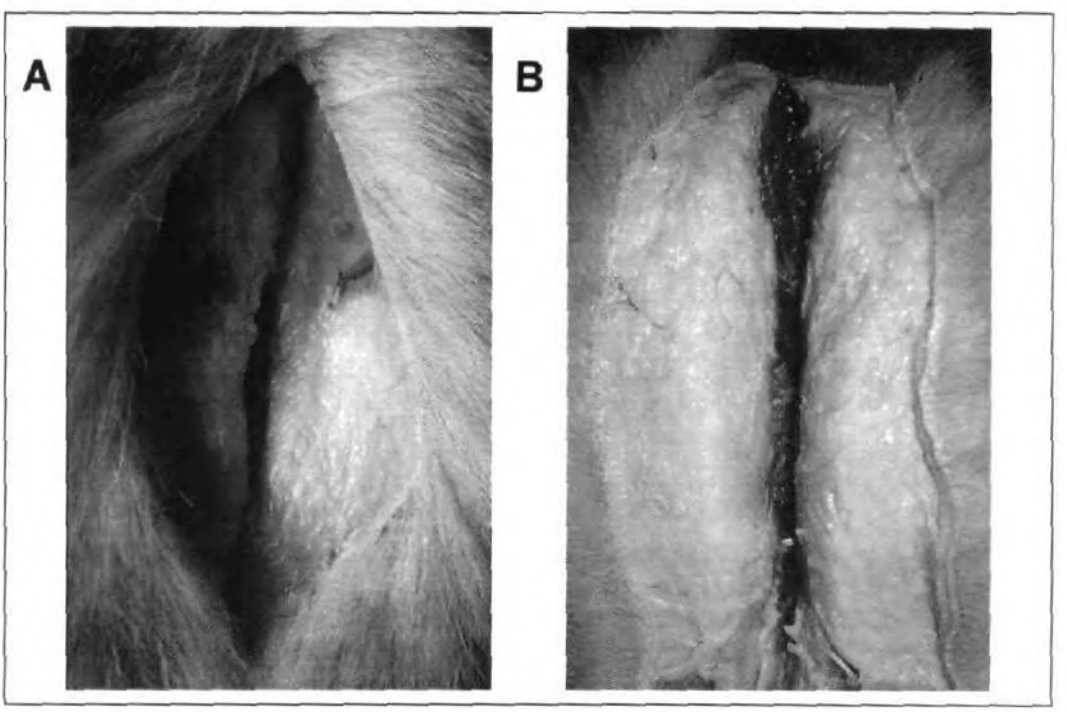


Figure 4.8. Illustration des variations dans l'épaisseur des couches de graisses sous-cutanées (bas du dos) chez le blaireau. A: femelle de 10.5 kg au printemps, 1 cm d'épaisseur; B: femelle de 20.4 kg en automne, 4.5 cm d'épaisseur.

4.3.3. Mensurations crâniennes

Le tableau 4.5 dresse une liste des valeurs moyennes et des écarts-types obtenus pour les différents paramètres crâniométriques étudiés sur les mâles (n = 48-70) et les femelles (n = 49-75). Des statistiques descriptives plus détaillées sur les différents collectifs étudiés sont consignées dans les Annexes 17 à 19. Tout comme c'était déjà le cas pour le poids et les mensurations corporelles, la plupart des dimensions du crâne des mâles se sont avérées significativement plus grandes que celles du crâne des femelles (test T de Student), avec des degrés de signification différents selon les paramètres étudiés. Les deux seules exceptions à ce sujet concernent la largeur postorbitaire et le rapport post-/interorbitaire qui étaient similaires chez les deux sexes ($p > 0.05$). De manière générale, le dimorphisme sexuel (M/F) varie de 1.00 à 1.08, pour une moyenne de 1.03 ± 0.2 ($n = 13$). Le rapport des écart-types – en moyenne 0.93 ± 0.20 (min = 0.80, max = 1.13, n = 13) – suggère à nouveau que le degré de variation est plus important chez les femelles. Bien que les crânes des jeunes (âgés indifféremment de 3 à 12 mois) soient plus petits que ceux des adultes/subadultes (test T de Student, $p < 0.001$), nous avons remarqué que la largeur postorbitaire était plus importante chez les jeunes (26.13 ± 1.21 mm, n = 21) que chez les adultes (23.66 ± 1.48 mm, n = 112). Le constat fut par conséquent identique pour le rapport post-/interorbitaire (jeunes: 0.82 ± 0.05, n = 21; adultes/subadultes: 0.66 ± 0.05, n = 109).

Tableau 4.5. Caractéristiques crâniométriques des blaireaux adultes/subadultes dans la Broye. Toutes les mesures sont données en mm. M/F = rapport entre les mensurations relevées sur les mâles (M) et sur les femelles (F) respectivement. La comparaison statistique des moyennes a été effectuée avec le test T de Student. n = nombre de crânes mesurés, $\bar{x}$ = moyenne, s = écart-type, * = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$, *** = $p < 0.001$, n.s. = non significatif.

	Mâles			Femelles			M/F	p
	n	$\bar{x}$	s	n	$\bar{x}$	s		
Longueur condylobasale	51	135.53	3.00	49	133.17	2.85	1.02	***
Largeur bizygomatique	53	84.28	3.30	54	80.48	2.93	1.05	***
Rapport largeur-longueur	51	0.62	0.02	49	0.61	0.02	1.02	**
Largeur infraorbitaire	57	32.05	1.20	61	31.35	1.33	1.02	**
Largeur interorbitaire	55	36.52	1.97	61	35.84	2.18	1.02	*
Largeur postorbitaire	51	23.88	1.50	57	23.66	1.48	1.01	n.s.
Rapport post-/interorbitaire	49	0.66	0.04	56	0.66	0.05	1.00	n.s.
Longueur mandibulaire	70	93.65	2.38	75	90.41	2.72	1.04	***
Hauteur mandibulaire	71	39.25	1.74	75	37.60	1.81	1.04	***
Largeur de la boîte crânienne	52	53.11	1.14	52	51.74	1.11	1.03	***
Hauteur du crâne[1]	48	57.22	2.37	49	55.37	2.45	1.03	***
Longueur du palais	57	75.20	2.05	58	73.33	2.22	1.03	***
Hauteur de la crête sagittale	54	10.36	1.82	61	9.60	1.67	1.08	*

[1]valeurs données à titre indicatif (impossibilité de prendre exactement les mêmes repères sur chaque crâne)

4.3.4. Sex-ratio

Le sex-ratio observé au niveau de l'ensemble des blaireaux examinés (n = 223) est de 1.14 femelle pour 1 mâle. Dans tous les échantillons pris en considération (en fonction du collectif d'origine ou de l'âge des animaux), la proportion de femelles est supérieure à celle de mâles (Tabl. 4.6). Si l'on admet que les données provenant de la mortalité routière sont plus fiables que celles liées au piégeage, la plus grande prédominance de blairelles enregistrée pourrait indiquer que, dans notre terrain d'étude, les mâles se laissent moins facilement capturer que les femelles. D'un point de vue statistique toutefois, aucune des différences observées n'est significative (χ^2 d'ajustement à une distribution uniforme, correction de Yates, d.l. = 1, $p > 0.34$). Par conséquent, la sex-ratio ne s'éloigne pas d'une valeur théorique de 1:1 dans chacun des cas étudiés.

Tableau 4.6. Distribution des mâles et des femelles en fonction des collectifs d'origine et des classes d'âge (animaux capturés et cadavres récoltés dans la Broye entre début avril 1999 et fin mars 2004). n = nombre de blaireaux examinés, Pf = proportion des femelles.

Collectif	n	Mâles	Femelles	Pf	Sex-ratio
Captures	19	7	12	0.63	1 : 1.26
Cadavres	204	97	107	0.52	1 : 1.10
Total	**223**	**104**	**119**	**0.53**	**1 : 1.14**
Jeunes	34	16	18	0.53	1 : 1.13
Adultes/subadultes	189	88	101	0.53	1 : 1.15

4.3.5. Structure d'âge

La structure d'âge découlant du piégeage et de l'ensemble des cadavres entre avril 1999 et mars 2004 correspond à 71.5% d'adultes, 11.5% de subadultes et 17% de jeunes. Le tableau 4.7 présente les proportions relatives obtenues pour les différents collectifs étudiés. On y constate que le pourcentage de jeunes et de subadultes est plus élevé parmi les blaireaux piégés qu'au sein des animaux accidentés. Les variations observées dans ces deux catégories sont statistiquement significatives (χ^2 d'homogénéité, d.l. = 2, $p < 0.05$). Pour les cadavres, et donc les valeurs globales, rappelons que le pourcentage de subadultes doit être considéré comme minimal en raison de la catégorisation automatique des animaux en tant qu'adultes dans les situations de doute. Une analyse subséquente de nos données par dénombrement des couches annuelles de croissance dans le cément circumradiculaire de canines coupées (Graf et Wandeler 1982b, Lüps *et al.* 1987, Hofmann et Stubbe 2001, Leyssac et Madsen 2001) pourrait fournir des valeurs plus précises à ce sujet.

Tableau 4.7. Proportions relatives des différentes classes d'âge observées dans la population de blaireaux étudiée. Les données se réfèrent aux animaux capturés et aux cadavres récoltés dans la Broye entre début avril 1999 et fin mars 2004. n = nombre de blaireaux examinés.

Collectif	n	Jeunes	Subadultes	Adultes
Captures	19	26.3%	26.3%	47.4%
Cadavres	181	16.0%	10.0%	74.0%
Total	**200**	**17.0%**	**11.5%**	**71.5%**

4.3.6. Ectoparasites

Un nombre maximum de 160 blaireaux, âges et sexes confondus, ont été contrôlés pour d'éventuels ectoparasites tout au long de notre travail de recherche. Le taux d'infestation annuel global s'élève à 89.4%. On observe toutefois des variations suivant la catégorie de parasites considérée. Le taux d'infestation correspond ainsi à seulement 19.7% (n = 147) pour les puces, contre 57.5% pour les tiques (n = 153) et 76% pour les mallophages (n = 154). Les valeurs saisonnières sont consignées dans le tableau 4.8. De manière générale, les blaireaux sont moins infestés en hiver, et le sont plus en été. Toutefois, contrairement aux mallophages qui parasitent à un fort degré du printemps à l'automne, les tiques sont surtout abondantes en été, et dans une moindre mesure de mars à mai. Les différences observées du printemps à l'automne sont statistiquement différentes pour les tiques (χ^2 d'homogénéité, d.l. = 2, χ^2 = 23.655, $p < 0.001$) et toutes les catégories confondues ($\chi^2 = 6.499$, $p < 0.05$), mais pas pour les mallophages ($p = 0.224$) et les puces ($p = 0.724$).

Tableau 4.8. Taux d'infestation saisonniers des blaireaux par différentes catégories d'ectoparasites. n = nombre d'animaux examinés (cadavres et individus capturés).

Ectoparasites	Hiver n = 7	Printemps n = 48-53[1]	Été n = 70-76[1]	Automne n = 22	Année n = 147-160[1]
Tiques	0.29	0.48	0.78	0.18	0.58
Mallophages	0.23	0.71	0.83	0.73	0.76
Puces	0.00	0.19	0.21	0.23	0.20
Catégories confondues[2]	**0.57**	**0.87**	**0.96**	**0.82**	**0.89**

[1]toutes les catégories d'ectoparasites n'ont pas pu être étudiées pour tous les individus, [2]infestation considérée indépendamment de la catégorie et du nombre de catégories d'ectoparasites présents

Au total, 73 puces, 381 tiques et 1691 mallophages ont été dénombrés. Les blaireaux présentaient entre 0 et 12 puce(s), pour une moyenne de 0.50 ± 1.58 (n = 146). Le nombre de moyen de tiques par animal s'élevait à 2.65 ± 5.78 (n = 144), et variait de 0 à 40. Finalement, de 0 à 100 mallophage(s) ont été trouvés sur les animaux examinés, c'est-à-dire en moyenne 12.43 ± 17.10 (n = 136). Les valeurs saisonnières sont indiquées dans le tableau 4.9. On constate que le nombre de tiques est maximum en été, alors que les mallophages et les puces sont plus nombreux en été et en automne. Une comparaison statistique indique une variation significative pour les tiques (ANOVA, d.l. = 3, F = 4.961, $p < 0.01$), mais pas pour les puces et les mallophages ($p > 0.15$). Le test subséquent de Bonferroni révèle que les tiques sont significativement plus nombreuses en été qu'en hiver ($p < 0.05$), qu'au printemps ($p < 0.01$) et qu'en automne ($p < 0.001$). Considérant uniquement les animaux infestés cette fois-ci, la charge parasitaire annuelle s'élevait en moyenne à 2.61 ± 2.77 puces (n = 28), à 4.82 ± 7.11 tiques (n = 28) et à 17.08 ± 17.97 mallophages (n = 28) par blaireau infesté.

Sur l'échantillon d'animaux qui ont pu faire l'objet d'un examen complet (n = 149), 12.1% n'hébergaient aucun ectoparasite, 37.6% étaient parasités par une des trois catégories considérées, alors que 38.3% présentaient une infestation double. Finalement, un dixième des individus examinés (10.7%) servaient d'hôtes à la fois à des tiques, des puces et des mallophages. Tous genres confondus, les blaireaux possédaient en moyenne 15.82 ± 18.11 ectoparasites (n = 135), ou 18.10 ± 18.27 pour les animaux infestés par au moins une espèce (n = 118).

Aucune différence intersexuelle n'a été trouvée quant aux différentes charges parasitaires annuelles (test T de Student, $p > 0.05$) ou au taux global d'infestation (χ^2 d'homogénéité, correction de Yates, d.l. = 1, p = 0.96) observés. Il en va de même pour la comparaison entre adultes et subadultes ($p > 0.05$ / p = 0.42), et entre adultes et jeunes ($p > 0.05$ / p = 0.48).

Tableau 4.9. Charges parasitaires saisonnières des blaireaux en fonction des catégories d'ectoparasites considérées. n = nombre d'animaux examinés (cadavres et individus capturés).

Ectoparasites	Hiver n = 7	Printemps n = 44-47[1]	Été n = 65-70[1]	Automne n = 19-22	Année n = 135-146[1]
Tiques	0.43	1.45	4.47	0.27	2.65
Mallophages	7.14	8.18	15.71	12.84	12.43
Puces	0.00	0.21	0.63	0.86	0.50
Somme[2]	**7.57**	**9.84**	**21.26**	**14.11**	**15.82**

[1]toutes les catégories d'ectoparasites n'ont pas pu être étudiées pour tous les individus, [2]infestation considérée indépendamment de la catégorie et du nombre de catégories d'ectoparasites présents

4.3.7. Reproduction

État sexuel et taux de reproduction

Sur les 54 mâles adultes et subadultes qui ont fait l'objet d'une analyse de l'activité sexuelle, 74.1% étaient en état de se reproduire (n = 40; testicules descendus dans le scrotum), alors que 25.9% présentaient des testicules en position abdominale (n = 15).

Indépendamment de leur âge, seules 39.8% des 118 femelles examinées avaient déjà mis bas. Le pourcentage obtenu en ne considérant que les femelles matures (2 ans et plus; n = 73) s'élève à 60.3%. Le pourcentage de femelles ayant mis bas durant l'année de l'examen est quant à lui très faible, puisqu'à peine 27.1% des 85 femelles matures inspectées présentaient des signes d'allaitement (tétines allongées, traces de griffes, et/ou cicatrices placentaires). Le tableau 4.10 présente les données relevées annuellement. Le pourcentage de femelles reproductrices varie ainsi entre 20.0 et 33.3% suivant les années, pour une moyenne de 25.0 ± 7.6%.

Tableau 4.10. Taux annuel de reproduction des blairelles dans la Broye entre 2000 et 2003. n = nombre de cadavres ou de blairelles capturées examinées.

Collectif	2000 n = 15	2001 n = 9	2002 n = 23	2003 n = 34	Total n = 81
Femelles avec jeunes	3	3	4	10	20
Femelles sans jeunes	12	6	19	24	61
Taux de reproduction	**0.20**	**0.33**	**0.17**	**0.29**	**0.27**

Taux et taille des portées

Sur les 5 années de notre étude, entre 8 et 25 TPB ($\bar{x}$ = 16.60, s = 8.14) ont fait l'objet d'un suivi suffisamment étroit pour nous permettre de déterminer avec assurance la présence (n = 26) ou l'absence (n = 57) de portées de blaireautins (Tabl. 4.11). Annuellement, des naissances ont donc lieu en moyenne à 33.2 ± 4.6% des TPB seulement. Le pourcentage a toutefois diminué progressivement de 38% en 1999 et 2000 à seulement 28% en 2003.

Bien que 27 portées aient été dénombrées lors de notre travail de recherche, dont 7 au printemps 2003, seules 13 ont pu être suivies de manière suffisamment conséquente pour fournir des données fiables sur leur taille. Les portées comportaient ainsi toujours entre 2 et 3 jeunes (Tabl. 4.16), pour une moyenne de 2.46 ± 0.52. Nous ne pouvons toutefois pas exclure qu'un nombre inconnu de blaireautins soient morts dans le terrier peu de temps après leur naissance. Dans le cas des 14 autres portées, le nombre de jeunes variait toujours de 1 à 2. Cependant, comme nous cessions les affûts à un TPB

particulier dès la première observation de blaireautin(s) (changement de terrier afin d'augmenter la taille de l'échantillon relativement à la détermination du taux de portées), les valeurs obtenues sont probablement inférieures à la réalité, raison pour laquelle elles n'ont pas été considérées dans le calcul de la moyenne.

Période de mise bas

Plusieurs observations ou captures de blaireautins, de même que la récolte de cadavres, sont intervenues entre début juin et fin août, empêchant ainsi toute évaluation fiable de la date des mise bas. Quelques données sûres ou intéressantes, récoltées selon diverses méthodes, méritent cependant d'être signalées :

1. *Affûts:* En 2000 et 2003, nous avons eu l'occasion d'observer à différents terriers, et à plusieurs reprises, un total de 8 portées de blaireautins (Tabl. 4.12). Au vu de la petite taille de ces derniers et de leurs déplacements maladroits, il nous est apparu évident qu'ils effectuaient là une de leurs toutes premières sorties et devaient être âgés de 8 à 12 semaines. Les premières observations ayant eu lieu entre mi-avril et mi-mai, leur naissance est donc probablement intervenue dans le courant du mois de février.

2. *Piégeage:* A la mi-mai 2001, nous avons eu l'occasion de capturer deux jeunes au moyen de collets. L'un pesant plus du double de l'autre (Tabl. 4.12), il est probable que les naissances respectives soient intervenues à 2 mois d'intervalle, c'est-à-dire au début janvier pour le premier cas, et au début mars pour le deuxième animal.

3. *Cadavres:* En 2002, une campagne de tirs de réduction menée durant la première quinzaine du mois de juillet nous a permis de récupérer 6 cadavres de blaireautins. Alors que leur poids moyen s'élevait à 6.15 kg, les valeurs extrêmes différaient de près de 4 kg (un mâle pesait 3.95 kg contre 7.90 kg pour une femelle). Bien que des facteurs d'ordre nutritionnel puissent être invoqués pour expliquer les variations observées dans le taux de croissance et donc dans la prise de poids des jeunes blaireaux, il nous semble judicieux de penser qu'un décalage de plusieurs semaines entre leur date de naissance en soit, au moins en partie, également à l'origine. Il ne nous est ici cependant plus possible de nous prononcer avec suffisamment d'assurance sur les dates de mise bas.

Succès reproductif

Le tableau 4.14 dresse une liste de divers paramètres que nous avons estimé afin de caractériser le succès reproductif du blaireau dans la Broye par un autre biais. Sur 26 terriers de mise bas répartis dans une zone de 68 km^2, on enregistrerait ainsi la présence de 7 à 10 portées par année. Pour un nombre estimé de 29 à 35 femelles matures (c'est-à-dire âgées de 2 ans et plus), le pourcentage de blairelles adultes mettant bas (ou plutôt ayant au moins un jeune dépassant l'âge de 8 à 10 semaines) varierait entre 21.2 et 33.4%, pour une moyenne annuelle de 26.1 ± 5.0%. Ces valeurs correspondent en tout point à celles obtenues sur les cadavres et les animaux piégés, ce qui semble accréditer les estimations effectuées. En moyenne, chaque femelle adulte produirait donc entre 0.52 et 0.82 blaireautin par année. Le taux de recrutement (ou reproductif) brut varierait quant à lui entre 0.24 et 0.38.

Tableau 4.11. Nombre et pourcentage de portées de blaireautins recensées dans le terrain d'étude de 1999 à 2003. 0 = absence de portée, 1 = présence d'une portée, – = terrier pas encore connu et/ou non inspecté.

Terriers principaux	1999	2000	2001	2002	2003	**Total**
1. Rueyres	–	–	1	0	1	**2**
2. Ressudens	–	–	–	0	0	**0**
3. Chesard	0	0	0	0	0	**0**
4. Chevroux I	–	1	0	1	1	**3**
5. Chevroux II	1	0	1	0	1	**3**
6. Forel I	1	0	1	1	0	**3**
7. Forel II	–	1	0	1	0	**2**
8. Morens	–	0	0	0	0	**0**
9. Bussy	–	–	0	0	0	**0**
10. Payerne	–	–	1	0	0	**1**
11. Cugy I	–	1	0	0	1	**2**
12. Cugy II	–	–	–	–	0	**0**
13. Cugy III	–	–	1	0	0	**1**
14. Montet	0	–	1	1	0	**2**
15 Montet-Frasses	–	–	–	–	–	**0**
16. Frasses-Lully	1	0	0	0	0	**1**
17. Seiry	–	–	0	0	1	**1**
18. Franex	–	–	0	0	0	**0**
19. Nuvilly	0	–	0	0	0	**0**
20. Aumont I	–	–	0	1	1	**2**
21. Aumont II	0	–	0	0	0	**0**
22. Vesin I	–	–	–	0	0	**0**
23. Vesin II	–	–	–	1	0	**1**
24. Ménières	0	–	0	0	0	**0**
25. Fétigny I	–	–	–	1	0	**1**
26. Fétigny II	–	–	–	–	1	**1**
Nombre de portées	3	3	6	7	7	**26**
Nombre de terriers étudiés	**8**	**8**	19	23	25	**83**
Pourcentage de portées	**38**	**38**	**32**	**30**	**28**	**31**

Tableau 4.12. Distribution annuelle des dates des premières observations ou captures de blaireautins et des naissances dans le terrain d'étude (2000-2003). M = mâle, F = femelle.

Année	Date	Source	Terrier	Age[1,2]	Blaireautins	Poids[3]	Mise bas[1]
2000	14 avril	Observation	Forel II	8	2	–	18 février
2001	11 mai	Capture	Chevroux II	18	1	5.6	7 janvier
2001	19 mai	Capture	Cugy III	11	1	2.7	3 mars
2003	14 avril	Observation	Chevroux I	8	3	–	17 février
2003	15 avril	Observation	Chevroux II	8	3	–	18 février
2003	16 avril	Observation	Rueyres	8	3	–	19 février
2003	25 avril	Observation	Aumont I	10	3	–	13 février
2003	28 avril	Observation	Cugy I	9	2	–	24 février
2003	8 mai	Observation	Seiry	12	2	–	13 février
2003	16 mai	Observation	Fétigny	11	3	–	28 février

[1]valeurs estimées, [2]en semaines, [3]en kg

4.3.8. Mortalité

L'impact de la mortalité routière sur la population de blaireaux a pu être déterminé de manière relativement fidèle durant notre étude (Fig. 4.9). Le tableau 4.13 fournit un aperçu des pertes liées au trafic routier entre 1999 et 2003. Il faut toutefois, par mesure de prudence, considérer ces valeurs comme minimales (certains animaux blessés par une voiture pouvant par la suite mourir dans un champ ou au fond de leur terrier; la provenance des cadavres acheminés au Centre des déchets carnés de Payerne n'était parfois pas indiquée). On constate néanmoins que par rapport à 1999, le nombre de blaireaux victimes du trafic routier a pratiquement triplé, voire quadruplé de 2000 à 2003. Dans le courant de l'année 2001, la plus meurtrière, chaque TPB a perdu en moyenne 0.77 individu. Sur l'ensemble de la période d'étude, la moyenne s'élève à 0.53 ± 0.21 blaireau, dont 0.05 ± 0.06 jeune. Nous suggérons que les pertes engendrées puissent être à l'origine d'un mouvement de dispersion de blaireaux provenant de grands groupes vers des terriers inhabités ou peu peuplés. De même, des mouvements inverses, peut-être de courte durée, pourraient être observés si les possibilités de reproduction disparaissent à certains terriers en raison de la mort d'individus du sexe opposé.

Le nombre de blaireaux abattus dans le cadre de tirs de gestion (gardiennage) s'élève quant à lui entre 0 et 3 individu(s) par année dans l'ensemble du terrain d'étude (P. Gabaz, comm. pers.; P. Henrioux, comm. pers.). L'importance d'autres causes de mortalité n'a pas pu être estimée. Signalons cependant que les cadavres de 2 jeunes ont été retrouvés en juillet 1999 et en mai 2001 respectivement. Nous supposons que ces

blaireautins sont morts suite à la disparition de leur mère et/ou en raison de la famine. Pour terminer, soulignons que la chasse au blaireau n'est plus pratiquée dans la région, que cela soit à tir (interdiction de chasser après la tombée de la nuit), ou par vénerie sous terre (les chasseurs redoutent que leurs chiens soient blessés ou tués par ce mustélidé).

Tableau 4.13. Nombre de blaireaux victimes du trafic routier et localisation des accidents dans le terrain d'étude entre 1999 et 2003. Chaque animal tué a été attribué au(x) TPB le(s) plus proche(s). $\bar{x}$ = moyenne.

Terriers principaux	1999	2000	2001	2002	2003	Total	$\bar{x}$
1. Rueyres	0	2	1	0	1	4	0.80
2.-3. Ressudens-Chesard	0	1	1	0	1	3	0.30
4.-5. Chevroux I/II	0	2	2	2	2	8	0.80
6./7. Forel I/II	0	1	2	4	3	10	1.00
8.-10. Morens-Bussy-Payerne	0	1	4	1	5	11	0.73
11./12. Cugy I/II	0	1	0	1	0	2	0.20
14./15. Montet-Montet-Frasses	1	1	4	1	0	7	0.70
16. Frasses-Lully	0	0	0	0	1	0	0.00
17. Seiry	0	0	0	0	0	0	0.00
18./21. Franex-Aumont II	0	0	1	2	0	3	0.30
19. Nuvilly	0	0	0	0	0	0	0.00
20. Aumont 1	2	2	0	0	2	6	1.20
13./22./23. Cugy III-Vesin I/II	2	1	1	1	0	5	0.33
24./25. Ménières-Fétigny 1	0	2	4	3	0	9	0.90
26. Fétigny II	0	0	0	0	0	0	0.00
Total	**5**	**14**	**20**	**15**	**15**	**68**	**0.53**
Jeunes	**0**	**0**	**4**	**2**	**1**	**7**	**0.05**

Routes concernées:

1. Grandcour–Payerne
2.-3. Ressudens–Payerne, Ressudens–Grandcour
4.-5. Grandcour–Chevroux, Grandcour–Gletterens
6./7. Grandcour–Estavayer-le-Lac
8.-10. Morens–Bussy, Payerne–Bussy, Payerne–Morens, Payerne–Grandcour
11./12. Cugy–Payerne
14./15. Montet–Bollion, Montet–Granges-de-Vesin, Montet–Frasses
18./21. Franex–Granges-de-Vesin
19. Aumont–Nuvilly
13./22./23. Vesin–Ménières, Vesin–Aumont, Cugy–Montet
24./25. Ménières–Fétigny, Ménières–Vesin

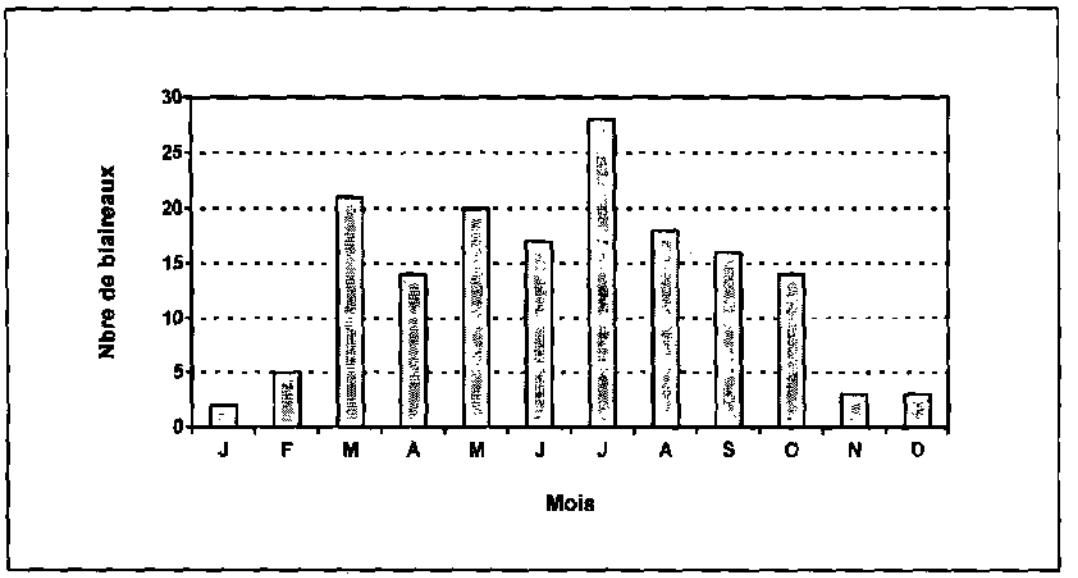


Figure 4.9. Distribution mensuelle des blaireaux victimes de la route (n = 161) acheminés au Centre des déchets carnés de Payerne pendant la période allant du 1er avril 2001 au 31 mars 2004. On constate une baisse très nette de la mortalité routière entre novembre et février.

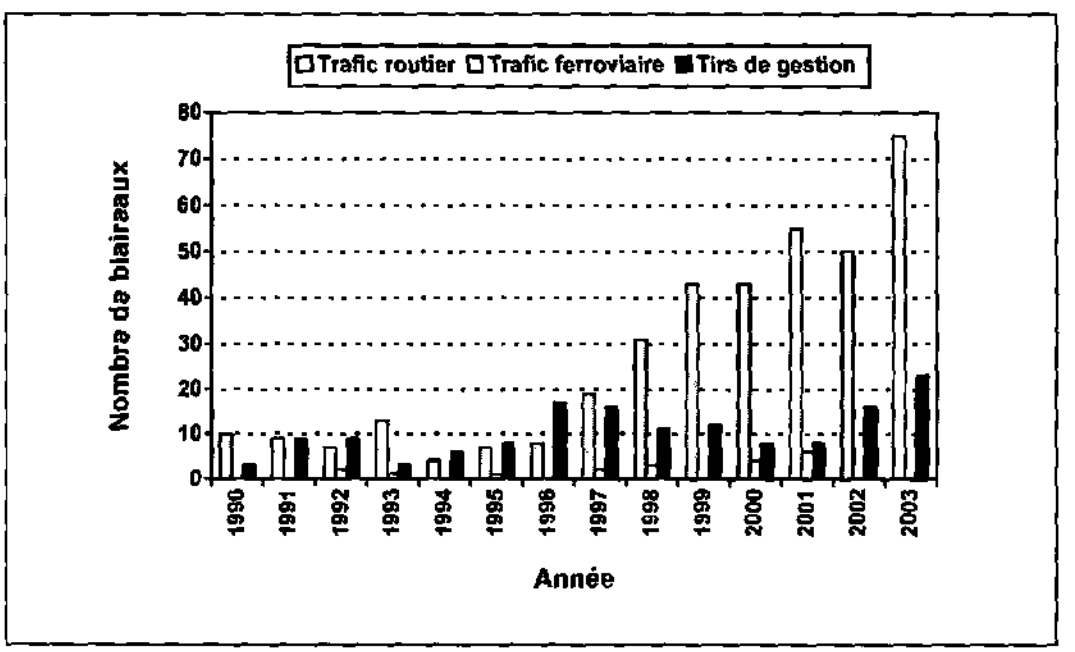


Figure 4.10. Nombre de blaireaux tirés (gardiennage) et victimes du trafic routier ou ferroviaire entre 1990 et 2003 dans la Plaine de la Broye (Circonscription VI, 77 communes, environ 320 km^2). Ces données suggèrent une forte augmentation de la population de blaireaux dès 1997. *Source: Henrioux, comm. pers.*

Tableau 4.14. Estimation de divers paramètres caractérisant le succès reproductif et l'évolution démographique du blaireau dans le terrain d'étude entre 1999 et 2003. $\bar{x}$ = moyenne, B = Broye, TE = terrain d'étude, A/SA = adultes/subadultes, J = jeunes.

Paramètres démographiques	1999	2000	2001	2002	2003	$\bar{x}$
Mortalité routière B[1]	43	43	55	50	75	**53.20**
Taux d'évolution de la population B	0.78	0.78	1.00	0.91	1.36	**0.97**
Effectif attendu TE[2,3]	71.15	71.15	91.00	82.73	124.09	**88.02**
Effectif estimé TE[2,3,4]	76.42	83.21	91.00	89.14	89.76	**86.91**
Taux d'évolution de la population TE	0.84	0.97	1.00	0.98	0.99	**0.96**
Nombre moyen d'individus par TPB[3]	2.94	3.39	3.50	3.43	3.45	**3.34**
Densité de population TE (km^{-2})[5]	1.12	1.30	1.34	1.31	1.32	**1.28**
Nombre d'adultes et de subadultes[6]	63.43	73.21	75.53	73.98	74.50	**72.13**
Densité d'adultes/subadultes TE (km^{-2})[5]	0.93	1.08	1.11	1.09	1.10	**1.06**
Nombre de femelles[7]	40.81	47.10	48.59	47.60	47.93	**46.41**
Nombre de femelles matures[6,7]	29.18	33.68	34.74	34.03	34.27	**33.18**
Taux de portées[8]	0.38	0.38	0.32	0.30	0.28	**0.33**
Nombre de portées[3]	9.75	9.75	8.21	7.91	7.28	**8.58**
Nombre de jeunes[9]	23.99	23.99	20.20	19.47	17.91	**21.11**
Densité de jeunes TE (km^{-2})[5]	0.35	0.35	0.30	0.29	0.26	**0.31**
Taux de femelles matures avec jeunes[10]	0.33	0.29	0.24	0.23	0.21	**0.26**
Nombre de jeunes par femelle mature	0.82	0.71	0.58	0.57	0.52	**0.64**
Taux reproductif/de recrutement brut[11]	0.38	0.33	0.27	0.26	0.24	**0.30**
Mortalité routière A/SA TE	5.00	14.00	16.00	13.00	14.00	**12.40**
Mortalité routière J TE	0.00	0.00	4.00	2.00	1.00	**1.40**
Taux de pertes dues à la mortalité routière[12]	0.07	0.16	0.22	0.17	0.17	**0.16**
Recrutement net maximal[13,14]	18.99	9.99	0.20	4.47	2.91	**7.31**
Nombre de jeunes survivants[15]	16.79	16.79	14.14	13.63	12.54	**14.78**
Recrutement net minimal[14,16]	11.79	2.79	-1.86	0.63	-1.46	**2.38**

[1]nombre de blaireaux écrasés annuellement dans la Plaine de la Broye (Circonscription VI, 77 communes, environ 320 km^2), [2]3.5 individus en moyenne par terrier principal en 2001, [3]26 terriers principaux dénombrés, [4]effectif estimé en 2001 ± recrutement net minimal des autres années, [5]surface de 68 km^2, [6]structure d'âge correspondant à 71.5% d'adultes, 11.5% de subadultes et 17% de jeunes, [7]sex-ratio de 1.14 femelle pour 1 mâle, [8]voir tableau 4.11, [9]2.46 jeunes en moyenne par portée, [10]nombre de portées divisé par le nombre de femelles adultes, [11]nombre de jeunes âgés de plus de 2 mois divisé par le nombre d'adultes et de subadultes, [12]nombre total d'animaux tués sur la route divisé par l'effectif annuel estimé, [13]nombre de jeunes produits – nombre d'adultes/subadultes et de jeunes tués sur les routes, [14]en assumant que les autres causes de mortalité sont nulles, [15]avec une mortalité post-émergence de 30%, [16]*nombre de jeunes survivants* – nombre d'adultes/subadultes tués sur les routes

Figure 4.11. Dans la Broye, selon nos estimations, le trafic routier occasionnerait chaque année entre 7 et 22% de pertes dans la population de blaireaux.

4.3.9. Densité et dynamique de population

Il n'est pas aisé de déterminer avec précision l'effectif et par suite la densité de la population de blaireaux étudiée. Il est toutefois possible de fournir une approximation en multipliant le nombre de TPB (26) par le nombre moyen de blaireaux observés aux TPB. C'est en 2001 que la population a fait l'objet du suivi le plus étroit, aussi baserons-nous nos calculs sur cette année. Par ailleurs, nous faisons l'hypothèse que les taux d'émigration et d'immigration se compensent, et qu'ainsi seuls les taux de natalité et de mortalité déterminent l'évolution de la population.

Au printemps 2001, il nous semble judicieux d'affirmer qu'en moyenne, chaque TPB comptait 3 à 4 individus, c'est-à-dire 2 adultes plus 1 à 2 subadulte(s) ou jeune(s) de l'année. Cette « moyenne » peut se justifier comme suit. Ce nombre correspond tout d'abord à la situation observée pour la majorité des terriers. Si l'on prend maintenant en compte les quelques terriers non occupés ou habités par 1 ou 2 blaireau(x) seulement, le « déficit » comptabilisé est compensé par le « surplus » d'individus présents dans quelques grands groupes (5-8 individus, jeunes inclus). Notre terrain d'étude comptait donc entre 78 et 104 blaireaux à cette période, ce qui correspond dans le meilleur des cas à une densité de 1.27 adultes/subadultes et de 0.26 jeune par km^2.

Comme l'effectif a diminué significativement de mars à octobre (trafic routier (Fig. 4.11), famine, vieillesse, diverses maladies), il est aussi intéressant de fournir une estimation de la densité de la population à la fin de l'automne. Les pertes minimales s'élèvent à 16 individus adultes ou subadultes victimes du trafic routier et à 6 jeunes respectivement (30% des 20 blaireautins ayant passé le cap des 8 semaines de vie; 5 cas de mortalité juvénile ont été enregistrés de manière certaine). À l'approche de l'hiver, il y aurait donc eu entre 57 et 83 blaireaux dans notre terrain d'étude. Les densités maximales correspondent cette fois-ci à 1.01 adultes/subadultes et à 0.21 jeune par km^2.

Nous insistons sur le fait que ces calculs se réfèrent à la situation observée en 2001. En nous basant sur les affûts réalisés aux terriers et surtout sur la quantité d'indices observés aux différents terriers (visite bimensuelle, hebdomadaire voire quotidienne des différents terriers), il nous semble judicieux d'affirmer que la densité était inférieure en 2000 et surtout en 1999, alors qu'aucune différence sensible n'a été observée en 2002 et en 2003. Pour voir si notre appréciation « qualitative » de la situation pouvait se justifier sur la base des paramètres démographiques récoltés, nous avons calculé les effectifs des années précédentes/suivantes en partant du principe que le nombre de blaireaux s'élevait à 91 individus (3.5 animaux x 26 TPB) au printemps 2001. Le recrutement net minimal obtenu variant de 11.79 à -1.86 blaireaux (Tabl. 4.14), la population broyarde s'élevait ainsi, selons nos calculs, à 76 blaireaux en 1999 et à 88 animaux en 2000. Les effectifs hypothétiques pour 2002 et 2003 (89 et 90 individus, respectivement) suggèrent une stabilisation de la population. En conclusion, celle-ci pourrait avoir connu une phase de croissance entre 1999 et 2001, et s'être par la suite stabilisée. Nos calculs tendent donc à confirmer notre appréciation antérieure de la situation fondée sur une forte présence dans le terrain (indices et affûts).

De manière générale, la tendance révélée par l'étude de la mortalité routière entre 1990 et 2003 dans 77 communes de la Broye (320 km^2) est assez similaire à celle observée dans le terrain d'étude même (Fig. 4.10). Pour autant que le nombre de blaireaux tués sur la route soit proportionnel à la grandeur de la population, il semblerait que celle-ci ait augmenté de manière significative ces dernières années. Relativement stable entre 1990 et 1996, le nombre de blaireaux victimes du trafic routier était 8 fois plus important en 2003 qu'en 1996. Contrairement à nos estimations « locales », ces données globales suggèrent que la population aurait dans l'ensemble continué à croître entre 2002 et 2003. Toutefois, comme nous le verrons dans le chapitre 4.4.6, l'augmentation des pertes occasionnées par le trafic routier en 2003 est peut-être due à la sécheresse exceptionnelle qui a sévi cette année-là. En d'autres termes, les données de 2003 ne seraient peut-être pas significatives d'une augmentation de la population, mais résulteraient plutôt d'une mobilité accrue des individus en quête de nourriture.

Soulignons finalement qu'aucune corrélation significative n'a été trouvée entre l'augmentation de la mortalité routière entre 1990 et 2003 (et donc peut-être de la population de blaireaux) et les températures ou les précipitations totales annuelles entre 1989 et 2002 (Spearman, $p > 0.05$). Même constatation lorsque les tests ont été réalisés avec les températures et les précipitations (moyennes/totales) saisonnières antérieures.

4.4. DISCUSSION

4.4.1. Variations pondérales et dimorphisme sexuel

Les variations pondérales observées au cours de l'année dans la population broyarde de blaireaux ainsi que la différence de poids observée entre les mâles et les femelles ne sont pas surprenantes. Celles-ci ont en effet été observées dans de nombreuses régions (Kruuk et Parish 1983, Lüps 1984, Rogers *et al.* 1997a, Macdonald *et al.* 2002a, Do Linh San *et al.* 2003a, Kowalczyk *et al.* 2003a, entre autres).

L'augmentation du poids en été, et surtout en automne, résulte de l'accumulation de graisses sous-cutanées. Celles-ci permettent aux blaireaux de passer l'hiver – saison pendant laquelle les ressources alimentaires sont généralement restreintes – et leur confèrent une isolation thermique efficace. De manière générale, Neal et Cheeseman (1996) soulignent que la perte de poids durant l'hiver varie en fonction des rigueurs climatiques. Dans les régions caractérisées par des périodes hivernales longues et froides, comme dans le nord de l'Europe ou dans les zones montagneuses, les blaireaux ne s'alimentent pratiquement pas durant cette saison et dépendent dans une très large mesure des réserves adipeuses accumulées de l'été à l'automne. Par conséquent, les animaux faisant face à de telles conditions climatiques sont très amaigris au printemps. Toutefois, le fait que les mâles pésent près d'un kilo de plus que les femelles au printemps, alors que les deux sexes accusent pratiquement le même poids en automne, indique clairement que les femelles brûlent beaucoup plus leurs réserves calorifiques durant l'hiver que les mâles. L'explication pourrait en être que notre échantillon inclut un certain pourcentage de femelles ayant mis bas (de 20 à 33% dans la Broye), ce qui signifie que ces dernières ont dû utiliser une grande partie de leurs ressources énergétiques lors de la gestation. Selon des études réalisées en Suède (Ahnlund *in* Anderson et Trewhella 1985), il apparaît par ailleurs que près de 90% des femelles matures possèdent des blastocystes au début de l'hiver, mais que seuls 26 à 45% arrivent à mener à terme leur grossesse (voir Chap. 4.4.6). Ainsi, indépendamment du succès reproductif une fois le printemps venu, une grande majorité des blairelles doivent probablement puiser dans leurs réserves graisseuses pour permettre le développement des jeunes durant l'hiver. Malgré le faible échantillon à notre disposition (n = 9), il est intéressant de remarquer que le rapport entre le poids des mâles et celui des femelles est plus important en hiver, période à laquelle intervient le rut (février). Dans les grands groupes sociaux, de telles différences pondérales pourraient éventuellement jouer un rôle dans la compétition sexuelle entre les mâles.

Les poids corporels relevés dans le cadre de notre travail de recherche (en moyenne 12.0 kg) sont similaires aux valeurs observées dans d'autres régions de Suisse (Jura: 12.0 kg, Do Linh San *et al.* 2003a; Plateau: 11.7 kg, Lüps 1984) et ailleurs en Europe (France: 11 kg, Henry 1984; Allemagne: 12 kg, Stubbe 1980). En revanche, le poids annuel moyen des blaireaux est plus important en Europe centrale (11-13 kg, Lüps et Wandeler 1993) qu'en Grande-Bretagne (8-10 kg, Neal et Cheeseman 1996) ou en

Espagne (5-9 kg, Revilla *et al.* 1999). Le poids plus faible des blaireaux vivant Outre-Manche pourrait être dû à la compétition intraspécifique (Rogers *et al.* 1997a, Macdonald *et al.* 2002a), les densités observées dans les riches campagnes anglaises atteignant exceptionnellement des valeurs de l'ordre de 20 à 38 individus au km^2 (Rogers *et al.* 1997b, Macdonald et Newman 2002). En revanche, les valeurs obtenues dans la péninsule Ibérique pourraient résulter des conditions trophiques moins favorables propres aux milieux arides méditerranéens.

Le taux de croissance des jeunes blaireaux peut varier localement et annuellement en fonction de la disponibilité alimentaire du printemps à l'automne, celle-ci étant à son tour influencée par les conditions météorologiques. En Angleterre, le poids moyen des jeunes équivaut à 3 kg au printemps et à 4 kg en été. Il augmente ensuite rapidement pour atteindre 6.9 kg en automne, puis 8 kg en hiver (Rogers *et al.* 1997b). En Suisse Romande, nous avons constaté que certains individus pésent déjà presque 10 kg à l'âge de 6 ou 7 mois, et il est à cet égard bien difficile de les distinguer des adultes. Nos observations rejoignent en ce sens celles de Lüps (1983) qui, près de Berne, a obtenu un poids moyen de 9.85 kg (femelles) et de 10.95 kg (mâles) sur des blaireautins accidentés en septembre.

L'ensemble des mensurations corporelles et crâniennes effectuées sur les mâles et les femelles ont mis en évidence un léger dimorphisme sexuel, le rapport M/F s'approchant en moyenne de 1.03 aussi bien pour l'une que pour l'autre des catégories de mesures. Cette valeur correspond assez bien à celle obtenue (1.04) par Revilla *et al.* (1999) en Espagne, dans le Parc National de Doñana. Toutefois, contrairement à nous et malgré une taille d'échantillons appréciable, ces biologistes n'ont trouvé aucune différence statistiquement significative entre les mâles (n = 35-40) et les femelles (n = 21-23) pour 6 mesures standards (poids, longueur du corps, longueur de la queue, hauteur au garrot, hauteur de l'oreille et longueur du pied postérieur).

L'index du dimorphisme sexuel que nous avons obtenu pour le poids (1.09) est également similaire à celui calculé par les auteurs espagnols (1.07). Les valeurs observées dans le bassin méditerranéen et en Suisse sont toutefois plus faibles que celles enregistrées en Grande-Bretagne (1.15; Neal et Cheeseman 1996), au Japon (1.15; Kaneko *et al.* 1996), ou encore en Allemagne et en Hollande (1.16; Lüps et Wandeler 1993). Une des hypothèses avancées pour expliquer le dimorphisme sexuel chez les Mustélidés est qu'il résulte de la compétition entre mâles chez les espèces polygynes (Moors 1980, Dayan et Simberloff 1994, 1996, King 1989b, Shine 1989). Dans ces circonstances, nos résultats pourraient indiquer que les blaireaux de la Broye, tout comme ceux du sud de l'Espagne, présentent une plus grande tendance à la monogamie. Cette supposition rejoint les conclusions de Lüps (1989) qui, ayant comparé le dimorphisme sexuel des blaireaux aussi bien au niveau morphopondéral, écologique que comportemental, pense que celui-ci résulte avec plus de vraisemblance d'une adaptation à des interactions intrasexuelles plutôt que de l'évitement d'une compétition intersexuelle pour la nourriture (aucune différence n'a été observée dans le comportement alimentaire des mâles et des femelles).

4.4.2. Sex-ratio

Le sex-ratio déterminé dans la Broye (1.14 femelles pour 1 mâle) correspond parfaitement à celui observé dans la plupart des populations européennes (Anderson et Trewhella 1985). Divers auteurs signalent en effet que la proportion de mâles et de femelles est généralement équivalente, aussi bien à la naissance (Harris et Cresswell, 1987, Page *et al.* 1994, Dugdale *et al.* 2003) que chez les animaux adultes (Kruuk et Parish 1987, Stubbe 1989, Macdonald et Newman 2002).

A Woodchester Park, dans le comté de Gloucester (GB), en revanche, le sex-ratio est proche de 1:1 chez les jeunes, mais est biaisé en faveur des femelles chez les adultes (61% de blairelles en moyenne), cette différence s'accentuant avec l'âge (Rogers *et al.* 1997b). Ce phénomène a également été enregistré à Bristol (Harris et Cresswell 1987). Pour expliquer ces disparités régionales, certains auteurs ont avancé l'hypothèse que dans les populations de forte densité, où le degré de territorialité est très marqué, les mâles sont plus impliqués dans la défense des domaines sociaux que les femelles (Cheeseman *et al.* 1988a, Brown *et al.* 1992, Roper et Lüps 1993, Roper *et al.* 1993). Les agressions territoriales pouvant être très violentes (Kruuk 1978a) et les animaux s'infliger de sérieuses blessures (Neal et Cheeseman 1996), on soupçonne que ce phénomène soit à l'origine d'une mortalité plus prononcée chez les mâles. Par ailleurs, certains d'entre eux sont peut-être soumis à des risques plus importants d'accidents routiers lors du patrouillage des frontières territoriales (Skinner *et al.* 1991, Cheeseman *et al.* 1993).

4.4.3. Structure d'âge

Selon Anderson et Trewhella (1985), les populations européennes de blaireaux seraient composées en moyenne de 25 à 35% de jeunes de l'année (J), d'environ 25% d'animaux âgés d'un an (SA) et de 40-50% d'adultes (A) de tous âges. Une revue de la littérature à ce sujet révèle toutefois des variations suivant les populations étudiées. Lorsque l'on classe les structures d'âge en fonction de la densité de population (Tabl. 4.15), on constate que le pourcentage de jeunes à tendance à être plus faible dans les populations de basse densité, ainsi que dans les régions fortement peuplées. Les proportions de blaireautins les plus élevées sont quant à elles observées dans des populations de moyenne densité. Ce phénomène pourrait s'expliquer par un taux de reproduction plus faible dans les régions pauvres en nourriture ou soumises à des conditions climatiques peu favorables (hivers rigoureux, aridité), et par un mécanisme d'autorégulation de type « densité-dépendant » dans les populations approchant la capacité maximale du milieu: À l'inverse, il y a de fortes présomptions à penser que des populations en pleine expansion, associées à des milieux favorables, ont de bonnes chances de présenter un taux de reproduction élevé, et donc d'être composées d'une proportion importante de jeunes.

Un autre paramètre qui doit toutefois être pris en compte concerne l'influence possible de la méthode « d'échantillonnage ». Par exemple, la structure d'âge obtenue dans la Broye pour les animaux piégés, avec un fort pourcentage de jeunes (26%) et de

subadultes (26%), pourrait refléter la plus grande facilité à capturer des jeunes animaux, moins expérimentés et méfiants que les adultes. Cette distribution se démarque en tout cas des proportions obtenues au sein des cadavres. La modeste proportion de jeunes (16%) observée pourrait alors trouver son explication dans le fait que les données évaluées par l'intermédiaire de la mortalité routière sont biaisées en raison des risques plus faibles de mortalité chez les jeunes. En effet, ceux-ci ne quittent pas les alentours du terrier natal jusqu'en mai-juin et, par la suite, leurs domaines vitaux n'atteignent pas immédiatement la taille de ceux des adultes (Sell 1998, Tanaka *et al.* 2002). De manière générale, si l'on tient compte du fait que le pourcentage de subadultes observés dans la Broye est probablement sous-estimé, la structure d'âge que nous avons observée (J = 17%, SA = 11.5%, A = 71.5%) correspond relativement bien aux résultats obtenus par Graf et Wandeler (1982b) dans un échantillon de 702 cadavres provenant de Suisse (A = 20%, SA = 18%, A = 62%).

Tableau 4.15. Structure d'âge des populations de blaireaux dans différentes régions d'Europe. *n* = nombre d'individus examinés, J = jeunes (0-1 an), S = subadultes (1-2 ans), A = adultes (2 ans et plus).

Lieu	Période d'étude	n	Densité[8]	J	SA	A
Berne[1] (CH)	1967-1982	702	0.3-0.4	20%	17%	63%
Payerne[2] (CH)	1999-2004	200	0.7-1.3	17%	12%	71%
Neuchâtel[3] (CH)	1994-1996	30	1.4-1.9	37%	63%	
Magdeburg[4] (D)	1979-1997	772	4.0	33%	67%	
Bristol[5] (GB)	1979-1985	452	4.4-7.5	29%	71%	
Gloucester[6] (GB)	1978-1993	2919	7.8-25.0	27%	18%	55%
Oxford[7] (GB)	1988-1996	566	10.0-38.0	20%	55%	65%

[1]Graf et Wandeler (1982), [2]Do Linh San, cette étude, [3]Ferrari (1997), [4]Hofmann (1999), [5]Harris et Cresswell (1987), [6]Rogers *et al.* (1997b), [7]Macdonald et Newman (2002), [8]adultes/subadultes par km^2

4.4.4. Taux d'infestation et charges parasitaires

Comme le souligne Hancox (1980) dans sa revue de littérature, les blaireaux, comme de nombreux Carnivores, sont infestés par un vaste spectre de parasites, aussi bien internes (Torres *et al.* 2001, Stubbe 1989) qu'externes (Thompson 1961, Aubert et Beaucournu 1976, Sleeman et Kelly 1997, Cox *et al.* 1999). En Europe occidentale les principaux parasites externes sont *Trichodectes melis* (Mallophages), *Paraceras melis* (Siphonaptères), et les tiques du genre *Ixodes* spp. (Butler et Roper 1996, Neal et Cheeseman 1996).

Les taux d'infestation relevés dans la Broye sont importants, puisque près de 90% des blaireaux examinés hébergeaient au moins une catégorie d'ectoparasites. Les mallophages étaient de loin les plus répandus, avec environ 75% d'infestation, contre 60% pour les tiques et 20% seulement pour les puces. Ces valeurs correspondent aux données obtenues par Hancox (1980) dans les environs d'Oxford, en Angleterre, où 80% des blaireaux (n = 20) étaient parasités par des mallophages et 40% par des tiques. Près de Neuchâtel, Ferrari (1997) rapporte des taux d'infestation par des tiques de l'ordre de 65% à chaque saison, à l'exception de l'hiver où seul 1 cadavre a pu être inspecté. Ce dernier auteur n'a en revanche observé de mallophages que dans 40% des cas, soit deux fois moins souvent que nous.

Il est toutefois important de souligner que les charges parasitaires sont généralement faibles, en moyenne 3 puces, 5 tiques et 16 mallophages par blaireau infesté. Pour les tiques, nos observations correspondent en ce sens aux valeurs obtenues par Butler et Roper (1996) dans le Sussex (en moyenne 3.6 tiques par blaireau). Ferrari (1997) signale quant à lui des charges allant de 2 à 5 tiques, mais souligne que certains animaux affaiblis par des maladies ou diverses blessures peuvent être porteurs d'un grand nombre d'ectoparasites. Dans la Broye, nos examens ont permis de dénombrer jusqu'à 12 puces, 40 tiques et 100 mallophages par animal.

4.4.5. Reproduction

Contrairement à ce qui a été observé chez la plupart des Mustélidés, le blaireau peut se reproduire tout au long de l'année (Neal et Cheeseman 1996). On observe néanmoins deux pics d'activité sexuelle. Le principal d'entre eux intervient durant les mois de février et de mars juste après les naissances, tandis que le deuxième, nettement moins intense, a généralement lieu en été/automne (Cresswell *et al.* 1992). La plupart des femelles sont fécondées au cours des accouplements post-partum (Canivenc 1966, Audy-Relexans 1972, Anhlund 1980, Graf et Wandeler 1982a). L'étalement des accouplements sur une grande partie de l'année s'explique par le fait que les blairelles entrent en œstrus à périodes différentes en fonction de leur âge, mais également en raison de la faculté des femelles portantes à présenter une série d'œstrus successifs au cours de la gestation. Ce phénomène, connu sous le nom de superfœtation ou de polyœstrie, peut donc entraîner l'apparition de blastocytes supplémentaires (Wandeler et Graf 1982, Whelan et Hayden 1993, Page *et al.* 1994). Le cycle sexuel des mâles se caractérise quant à lui par la présence d'une activité spermatogénique continue tout au long de l'année (Audy-Relexans 1972, Audy 1976, Ahnlund 1980, Graf et Wandeler 1982a).

L'activité sexuelle importante des blaireaux au cours de l'année est par ailleurs couplée à une implantation différée des ovules, un phénomène dont les causes ultimes ont été discutées par divers auteurs (Sandell 1990, Hancox 1993, Macdonald 1995, Woodroffe et Macdonald 1995b). Les zygotes évoluent jusqu'au stade blastocyste et demeurent libres dans la cavité utérine durant plusieurs mois (de 2 à 10 en fonction de la date des accouplements). Après cette phase de latence, les embryons s'implantent et

continuent leur développement, les jeunes naissant environ 6 à 7 semaines plus tard (Neal et Cheeseman 1996, Page *et al.* 1994). L'ovo-implantation intervient généralement pendant les mois de décembre et de janvier (Canivenc et Bonnin 1981), la date de la nidation étant influencée par des facteurs exogènes et endogènes tels que la latitude, la photopériode, le poids corporel ou encore la température corporelle des femelles (Anderson et Trewhella 1985, Fowler et Racey 1988, Woodroffe 1995).

Le nombre moyen de blaireautins par portée varie de 2.1 à 3.1 selon les pays et les années. En ce sens, la valeur enregistrée dans la Broye (2.46) ne se démarque pas foncièrement de cet éventail, et correspond même assez fidèlement à la moyenne européenne (2.43) calculée par Anderson et Trewhella (1985), ainsi qu'au résultat obtenu par Ferrari (1997) près de Neuchâtel (2.29; Tabl. 4.11).

Tableau 4.16. Comparaison de la taille des portées de blaireautins observées dans trois zones d'étude en Suisse romande. BCT = St.-Blaise-Cressier-Thielle, n = nombre de portées.

	n	1 jeune	2 jeunes	3 jeunes	4 jeunes	Moyenne
BCT[1]	3	0	0	2	1	3.33
La Chaux d'Abel[1]	7	1	4	1	1	2.29
La Broye[2]	13	0	7	6	0	2.46
Total	**23**	**1**	**11**	**9**	**2**	**2.52**

[1]Ferrari (1997), [2]Do Linh San, cette étude

Dans la Broye, les naissances interviennent de préférence en février. Néanmoins, des cas isolés semblent indiquer que la parturition peut avoir lieu dès la première semaine de janvier ou aussi tardivement que la première quinzaine de mars, tel que c'est également le cas dans d'autres pays d'Europe (Whelan et Hayden 1993, Neal et Cheeseman 1996). Nos résultats de terrain confirment par ailleurs une étude précédente de Wandeler et Graf (1982) basée sur l'examen *post mortem* des voies génitales de 230 blairelles et qui avait montré que, dans notre pays, les naissances ont lieu majoritairement entre fin janvier et fin mars. Ces auteurs avaient de surcroît enregistré un décalage de quelques semaines entre des populations vivant à des altitudes différentes, la mise bas intervenant plus tardivement dans les zones montagneuses.

Même si elles sont peu nombreuses, nos données font état de décalages intra- et interannuels dans la date de parturition, ce phénomène ayant été reporté dans d'autres régions d'Europe (Neal et Cheeseman 1996). La durée de la gestation réelle étant relativement fixe (42 à 49 jours), ces observations suggèrent un décalage analogue dans la date de nidation des blastocystes. La photopériode ne variant pas à l'échelle inter-annuelle, on peut donc conclure que ce sont probablement d'autres types de facteurs exogènes et/ou endogènes qui sont à l'origine des variations observées dans la

date de mise bas. De fait, une étude de Woodroffe (1995) a montré que l'implantation intervenait plus tôt chez des femelles présentant une meilleure condition corporelle en automne. Ce paramétre endogène peut toutefois dépendre indirectement de facteurs exogénes. Des décalages inter-annuels dans la date des naissances pourraient ainsi résulter de variations climatiques importantes (pluviométrie, température, enneigement) influençant à leur tour le processus d'accumulation de graisses sous-cutanées chez les blairelles, alors que des écarts intra-annuels pourraient provenir de différences dans l'offre alimentaire à l'échelle locale ou régionale, indépendamment des conditions météorologiques.

Le pourcentage de femelles adultes allaitantes dans la Broye est relativement faible (de 20 à 33%, en moyenne 25 à 26%). Ces valeurs correspondent toutefois assez bien aux données obtenues en Angleterre (30-35%: Harris et Cresswell 1987, Cheeseman *et al.* 1987), en Ecosse (38%: Anderson et Trewhella 1985) ou encore en Irlande (35%: Whelan et Hayden 1993). Même constatation concernant le taux reproductif brut, puisque notre résultat (en moyenne 0.30 jeune produit par adulte/subadulte et par année) s'insère parfaitement dans l'éventail de valeurs (0.14 à 0.46; moyenne: 0.29) enregistrées entre 1978 et 1993 à Woodchester Park en Angleterre (Rogers *et al.* 1997b). Une telle concordance est intéressante, car les données britanniques et irlandaises proviennent de populations où la densité des blaireaux est de trois à vingt-cinq fois plus élevée que dans la Broye. Il semblerait ainsi que les paramètres reproductifs étudiés et comparés ici ne varient pas de maniére significative en fonction de la densité de population.

D'après nous, il est donc probable que le succès reproductif modéré observé chez le blaireau en tant qu'espèce soit lié à l'influence de facteurs exogènes « défavorables » plutôt qu'à un mécanisme de régulation endogène. Pour preuve, les populations de faible densité sont principalement observées dans des régions au climat semi-aride (pourtour méditerranéen), ou présentant une alternance saisonnière marquée, avec des étés secs et/ou des hivers froids et rudes (Europe centrale, orientale et septentrionale). De telles conditions peuvent limiter le succès reproductif de l'espèce à différentes phases du développement: prise de graisses insuffisante pour permettre l'implantation des blastocystes, pour mener à terme la gestation ou encore pour allaiter les blaireautins durant leurs premiéres semaines de vie (Woodroffe 1995). D'après une étude de Ahnlund (non publié, cité dans Anderson et Trewhella 1985) en Suède, plus de 90% des femelles âgées de 2 à 3 ans possèdent des blastocystes ou des cicatrices placentaires, alors que seuls 26 à 45% d'entre elles allaitent au printemps. En Suisse, Wandeler et Graf (1982) ont trouvé qu'une large proportion des blairelles tuées au printemps présentaient des cicatrices placentaires fraîches, mais ne montraient aucun signe d'allaitement. Ces études semblent donc indiquer que le taux de mortalité pré- ou périnatale est important chez le blaireau, raison pour laquelle le nombre de femelles allaitantes est relativement faible.

De telles observations ne sont toutefois pas limitées aux populations de faible densité, puisqu'en Angleterre, on estime qu'entre 35 et 40% des jeunes meurent avant d'émerger pour la première fois du terrier (Harris et Cresswell 1987, Cheeseman *et al.* 1987). Ces résultats paraissent surprenants, puisque le climat régnant outre-Manche est

largement plus doux et humide, et la saisonnalité beaucoup moins marquée qu'en Europe continentale. Le succès reproductif est peut-être dans ce cas limité avant tout par la compétition intrasexuelle (facteur d'ordre social), puisque comme l'ont observé Rogers *et al.* (1997b) à Woodchester Park, il est rare que plus d'une blairelle mature mette bas au sein des grands groupes territoriaux. Ainsi, en moyenne, seuls 10 à 42% des femelles s'y reproduisent chaque année. Pour expliquer ce phénomène, Cresswell *et al.* (1992) supposent que l'interruption prématurée de la lactation qui intervient chez 35% des blairelles résulte d'infanticides commis par des femelles dominantes.

4.4.6. Mortalité routière

Avec l'expansion continuelle des réseaux routiers et ferroviaires, un nombre croissant de blaireaux périssent chaque année, happés par une voiture ou un train. Dans la Broye, la principale cause de mortalité des blaireaux est sans conteste le trafic routier. Celui-ci est en effet à l'origine de la mort de 15.6 ± 5.6% des blaireaux de notre terrain d'étude, et d'au minimum 28.6% des animaux équipés d'un collier-émetteur (voir Chap. 5.3.1). Cette dernière valeur est d'autant plus étonnante que les blaireaux n'ont été suivis que pendant de courtes périodes (de 1 à 4 mois et demi). De manière générale, nos données correspondent en tout point aux estimations effectuées en Grande-Bretagne, où la route tuerait jusqu'à 50'000 individus chaque année, ce qui correspond à 20% de la population totale estimée en 1992 (Harris *et al.* 1992b). La mortalité routière y est particulièrement prononcée au printemps et en automne, probablement en raison d'une mobilité accrue des animaux associée au rut et peut-être à la dispersion (Davies *et al.* 1987). Dans la Broye, des pics (peu marqués, il est vrai) de mortalité dus au trafic routier ont été observés en mars et en juillet. Le premier pourrait également coïncider avec la période de reproduction, alors que le second a peut-être été indirectement provoqué par la sécheresse estivale de 2003 (20 des 27 cas de mortalité intervenue en juillet ont été enregistrés en 2003). Pour étayer cette supposition, de nombreux cas – d'habitude exceptionnels – de blaireaux venant chercher pitance dans des jardins domestiques ont été enregistrés dans plusieurs régions de Belgique en 2003 (J.-C. van der Auwera, comm. pers.), ainsi que dans le Sundgau (Alsace; M. Heyberger, comm. pers.). Proportionnellement aux populations nationales, les pertes dues au trafic routier seraient également importantes aux Pays-Bas, en Suède, en Grèce, en Allemagne et dans l'ensemble de la Suisse (Griffiths et Thomas 1998).

4.4.7. Densité et dynamique de population

Tout comme celle des terriers, la densité des populations de blaireaux peut varier considérablement suivant les régions et les milieux. La densité de population observée dans la Broye (1.28 ± 0.09 individus ou 1.06 ± 0.09 adultes/subadultes par km^2, respectivement) est relativement élevée si l'on se réfère aux valeurs obtenues ailleurs en Eurasie continentale (moyenne: 0.63 individu/km^2, extrêmes: 0.16-1.52 individu(s)/km^2; Kowalczyk *et al.* 2000). Elle se démarque cependant nettement de

celles enregistrées dans les îles britanniques (moyenne: 9.38 individus/km^2, extrêmes: 8.6-30.7 individus/ km^2, Kowalczyk *et al.* op. cit.). Comme le soulignent Johnson *et al.* (2001b), une telle différence pourrait s'expliquer par le climat plus doux et humide régnant Outre-Manche (peu de périodes de sécheresse, couverture neigeuse faible en hiver) et par la prédominance des prairies en zone agricole. Ces deux facteurs génèrent des conditions idéales pour la croissance des vers de terre qui constituent la proie principale des blaireaux anglais (Neal et Cheeseman 1996). Nous reviendrons plus en détail sur les facteurs influençant la densité des populations dans le chapitre 6.

Pour autant que les données démographiques présentées dans ce travail sont suffisamment fiables, et/ou que la tendance observée au niveau de l'augmentation de la mortalité routière peut être considérée, il semblerait que le population broyarde de blaireaux ait augmenté progressivement à partir de 1996. Nous avons tout d'abord pensé que ceci pouvait être dû à une amélioration des conditions climatiques ces dernières années. Notamment, des hivers plus doux (survie des jeunes au premier hiver et développement des embryons), des printemps plus chauds (croissance des nouveau-nés) ou des étés et des automnes plus humides (prise de graisses sous-cutannées) pourraient jouer un rôle favorable dans le développement d'une population de blaireau. Toutefois, aucune corrélation significative n'a été enregistrée entre l'évolution de la mortalité routière et divers paramètres climatiques. Les causes de l'augmentation soudaine de la population restent donc très obscures. D'éventuelles pistes à considérer seraient un effet « non linéaire » du climat, le rôle éventuel joué par l'augmentation observée ces dernières années des cultures de maïs-grain (meilleure condition corporelle à la fin de l'automne ?), ainsi que l'impact potentiel de la diminution progressive des quantités de pesticides employées dans le monde agricole sur les capacités reproductrices de l'espèce (Harrington et Macdonald 2002).

5. Rythmes d'activité et organisation socio-spatiale

5.1. INTRODUCTION

Depuis le début des années 1960, la radio-télémétrie a révolutionné le monde de l'éco-éthologie en livrant bon nombre de données aussi bien qualitatives que quantitatives sur des aspects du comportement animal qu'il est d'ordinaire très difficile d'étudier au moyen de l'observation directe dans la nature ou sur des animaux en captivité (Kenward 2000). En effet, cette technique permet notamment d'évaluer la taille du domaine vital d'un animal, de caractériser et de mesurer ses déplacements quotidiens, de localiser ses lieux de repos et de nourrissage, ou encore de déterminer précisément ses rythmes d'activité et l'utilisation de l'habitat (White et Garrott 1990, Millspaugh et Marzluff 2001). Au delà de l'aspect de recherche purement fondamentale, la détermination de ce type de paramètres s'avère précieuse voire indispensable pour les gestionnaires et les conservateurs de la faune.

Dans le cas particulier du blaireau, la télémétrie a été appliquée pour la première fois au début des années 1970 dans une population vivant dans la forêt de Wytham, près d'Oxford, en Angleterre (Kruuk 1978a). Cette étude pionnière – qui sert aujourd'hui encore de référence aux spécialistes de ce mustélidé – a permis de déterminer la grandeur des domaines vitaux individuels, de mettre en évidence la vie communautaire (formation de « clans ») chez cette espèce, et de montrer son caractère territorial. Une autre recherche, conduite peu après dans la banlieue de Bristol (Harris 1982), s'est intéressée à la description détaillée des rythmes d'activité des blaireaux ainsi que de leur stratégie d'exploitation du milieu. Un travail subséquent (Cresswell et Harris 1988a, 1988b) s'est, quant à lui, attaché à définir le comportement spatial et l'influence des conditions météorologiques sur les mouvements et le patron d'activité des blaireaux vivant dans cette zone périurbaine, un habitat à vrai dire plutôt peu conventionnel pour ce mustélidé.

Depuis les années 1980, des études poussées ont enfin été conduites en milieu rural, principalement dans le contexte du programme de recherche sur la tuberculose bovine (maladie dont l'agent est la bactérie *Mycobacterium bovis*), et pour laquelle le blaireau a été identifié comme un réservoir important et un vecteur potentiel dans les îles Britanniques (Muirhead *et al.* 1974, Gallagher *et al.* 1976, Gallagher et Clifton-Hadley 2000). Outre les différents aspects liés à la prévalence (Cheeseman *et al.* 1981, 1985a, Delahay *et al.* 2003), au mode de transmission (Brown *et al.* 1992, White *et al.* 1993, Garnett *et al.* 2002, 2003), à la dynamique (Cheeseman *et al.* 1985b, 1988b, White et Harris 1995a) et aux possibles modes d'éradication de la maladie (Evans et Thompson 1981, White et Harris 1995b, Smith *et al.* 1997, Woodroffe *et al.* 1999, Delahay *et al.* 2003, entre autres), ces travaux se sont toutefois avant tout concentrés sur des aspects démographiques (Cheeseman *et al.* 1997, Rogers *et al.* 1997b, Macdonald et Newman 2002), et non sur des recherches radio-télémétriques en vue d'obtenir des informations plus détaillées sur l'écologie comportementale du blaireau. Les seules données récoltées à ce titre l'ont été dans le but d'évaluer si les blaireaux fréquentent les zones exploitées par le bétail (Sleeman et Mulcahy 1993, O'Corry-Crowe *et al.* 1996), ou si une modification de l'organisation socio-spatiale des blaireaux suite à des campagnes d'éradication localisées (« culling ») pourrait engendrer un plus grand nombre de

mouvements inter-groupes, et augmenter ainsi les risques de transmission de la maladie (Sleeman 1992, Cheeseman *et al.* 1993, Hutchings *et al.* 1999, Tuyttens *et al.* 2000a, 2000b, 2000c).

Jusqu'au début des années 1990, peu de recherches avaient donc été conduites sur l'éco-éthologie du blaireau en tant que telle, et l'avaient été avant tout dans les îles Britanniques. Cette situation a toutefois changé, et depuis une dizaine d'années, des études radio-télémétriques de plus ou moins grande envergure ont été entreprises dans de nombreux pays d'Europe continentale: en Espagne (Rodríguez *et al.* 1996, Revilla et Palomares 1999, 2002b, Zabala *et al.* 2002a, 2002b, Bonet Arboli 2003), au Portugal (Rosalino 2004), en Suisse (Ferrari 1997; Hindenlang, in prep.), en France (Bodin, in prep.), en Autriche (Derungs 2000, Kollinski 2000), en Allemagne (Hofmann 1999), au Luxembourg (Schley 2000), en Pologne (Kowalczyk 2003a, 2003b, 2004) et en Norvège (Broseth *et al.* 1997a, 1997b).

En 1999, date à laquelle ce travail de thèse a débuté, la plupart des études mentionnées ci-dessus n'étaient pas encore achevées ou publiées, si bien qu'un déséquilibre existait toujours entre les données récoltées sur le continent, et celles obtenues Outre-Manche. Par ailleurs, à l'époque, une revue des différents travaux effectués laissait fortement penser que certains résultats obtenus par les chercheurs britanniques étaient spécifiques aux populations de forte densité, telles qu'on en trouve pratiquement uniquement en Grande-Bretagne. Comme nous l'avons vu, en Europe continentale, les blaireaux présentent généralement des densités beaucoup plus faibles, aussi nous paraissait-il important de déterminer les paramètres éco-éthologiques propres à de telles populations afin de pouvoir les confronter aux données établies dans les îles Britanniques. Nous avons donc projeté, simultanément à de nombreux collègues européens, de contribuer à une meilleure connaissance de l'écologie comportementale du blaireau sur le continent.

De manière plus spécifique, les buts généraux de l'étude radio-télémétrique étaient les suivants :

- De déterminer l'organisation sociale du blaireau dans la Broye;
- De définir les rythmes d'activité de l'espèce;
- De déterminer la taille et les caractéristiques des domaines vitaux individuels;
- De définir la longueur et la vitesse des déplacements nocturnes;
- De déterminer le patron d'utilisation des gîtes de repos diurne;
- De définir les milieux exploités et les modalités de la recherche de nourriture;
- De récolter, le cas échéant, des informations sur les mouvements inter-groupes.

5.2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

5.2.1. Piéges et séances de piégeage

Choix des piéges et autorisations de piégeage

Comme le mentionnent Harris *et al.* (1994) et Ferrari (1997), le but de toute technique de piégeage devrait être de capturer, manipuler et finalement relâcher les animaux-cibles en réduisant au minimum le stress engendré par la capture ainsi que les risques de blessure. D'autre part, la méthode choisie se doit d'offrir une bonne assurance de capturer suffisament d'individus afin de pouvoir répondre aux questions motivant le projet de recherche. En prenant en compte ces considérations, et en nous référant aux données de la littérature (Cheeseman *et al.* 1987, Kruuk et Parish 1987, Graf *et al.* 1996, Ferrari 1997), nous avons décidé d'employer deux types de piéges qui avaient déjà fait leur preuve dans des études précédentes: les chatières et les collets. Nous n'avons donc pas tenté d'utiliser d'autres types de trappes qui étaient à notre disposition, tels que des piéges à palettes modifiés (Victor Fox Soft Catch 1½, Woodstream Co, Lititz PA, USA), vu que ceux-ci, possédant un système de fermeture trop violent, avait engendré des blessures lors d'une précédente étude sur les renards (Meia 1994), ou s'étaient montrés inefficaces pour la capture des blaireaux (Ferrari 1997).

Les autorisations de piégeage et d'utilisation de collets et de cages métalliques pour capturer des blaireaux (et des renards) nous ont été fournies par l'Office fédéral de l'environnement (OFEFP), par le Service fribourgeois des forêts et de la faune, ainsi que par le Service vaudois de conservation de la faune. Afin d'éviter tout malentendu et tout problème quant à la présence de nos pièges dans le terrain, une étiquette plastifiée – résistant ainsi aux intempéries – arborant l'adresse de l'Institut de recherche et faisant état de l'autorisation de capture accompagnait systématiquement chaque piège posé. Les autorisations de manipulation des animaux (capture, anesthésie, pose de colliers-émetteurs) nous ont quant à elles été délivrées par l'Office vétérinaire fribourgeois et le Service vétérinaire vaudois.

Chatières

Les 4 chatières utilisées lors de notre étude ont été fabriquées respectivement par M. A. Collaud (3 exemplaires; dimensions: 50 x 50 x 150 cm; poids: 11 kg) et par Dressa S.A. (2875 Montfaucon, Suisse; 1 exemplaire; dimensions: 60 x 60 x 130 cm; poids: 26 kg). Ces cages métalliques à une porte tombante avaient été construites sur la base des modèles présentés par Cheeseman et Mallinson (1980) et Pigozzi (1988) pour des travaux de recherche précédents sur le renard (Meia 1994) et le blaireau (Ferrari 1997). Leur système de déclenchement originel était constitué d'un fil de nylon formant un triangle vertical à une trentaine de centimètres de la paroi distale (donc inamovible), relié à une petite pièce métallique qui maintient la porte ouverte contre la face interne du toit de la trappe. Un système de déclenchement supplémentaire, en l'occurrence une palette à bascule, a toutefois été installé sur les 3 trappes de plus petites dimensions.

Les chatières ont été placées directement aux alentours des terriers principaux, généralement à quelques mètres des entrées les plus utilisées, ou à proximité des latrines. Nous avons pris soin de toujours disposer les cages sur des surfaces planes, et aussi loin que possible de la pente la plus proche (les terriers étant, comme nous l'avons vu au chapitre 3, souvent situés dans des terrains de moyenne à forte déclivité). En cas de nécessité, la stabilité des cages a été assurée au moyen de piquets métalliques. À une exception près (une chatière nous ayant été dérobée), les cages ont toujours pu être fixées à la base d'un tronc d'arbre au moyen d'une chaîne métallique et d'un cadenas. Pour éviter une certaine discontinuité avec leur environnement immédiat, et augmenter ainsi les chances de capture, mais également pour les dissimuler aux yeux d'éventuels voleurs ou vandales, les trappes ont été camouflées avec des branchages, des herbes et/ou des feuilles. Le fond des cages était quant à lui le plus souvent recouvert de terre, de feuilles, ou de mousses. Partant du principe qu'un blaireau entrant dans une cage est un animal capturé, nous n'avons pas jugé utile de commencer les campagnes de piégeage par des sessions de pré-appâtage, telles que cela avait été fait dans de précédentes études sur diverses espèces de Carnivores (Lachat Feller 1993, Meia 1994, Ferrari 1997, Liberek 1999). Nous avons utilisé divers appâts dans le but d'attirer les animaux dans la cage et de les inciter ainsi à marcher sur la palette à bascule ou à toucher le fil en nylon: des cacahuètes, de la mélasse, des sardines en boîte, divers déchets carnés obtenus chez le boucher, des fruits, du maïs, ainsi que des crottes prélevées dans des latrines utilisées par des unités sociales différentes. De plus, des cacahuètes étaient généralement « éparpillées » entre les bouches des terriers ou les coulées et l'entrée des chatières afin d'y attirer les animaux. Lors des jours ou aucun piégeage n'était effectué, nous avons choisi de laisser les cages en place, en laissant la porte ouverte mais bloquée, ceci afin d'éviter de modifier trop souvent « l'environnement » immédiat des terriers concernés.

A une occasion, en juillet 1999, nous avons également tenté de capturer un animal en plaçant un filet et une cage (aimablement mise à notre disposition par M. P. Henrioux, surveillant de la faune) autour d'un terrier secondaire qui avait été fraîchement creusé la nuit précédent notre visite (le terrier avait déjà été visité la veille, mais celui-ci ne présentait aucun indice d'occupation). Nous avons fixé le filet à une hauteur d'un mètre environ à l'aide de plusieurs barres métaliques et de nombreuses sardines. Ce dispositif était censé diriger l'animal vers une cage métallique à double porte tombante (Fig. 5.1). Il s'est malheureusement avéré que le terrier, bien que réaménagé par un animal, n'était pas occupé. En effet, le sable qui devancait l'unique entrée – et qui avait été soigneusement « balayé » avec une branche afin d'éliminer les empreintes du mustélidé – resta vierge de toute trace. Par ailleurs, aucune tentative de creusage pour échapper au filet ne fût visible. Nous avons toutefois laissé ce système en place pendant 2 mois au cas où un blaireau tenterait de réinvestir ponctuellement le gîte en question, mais en vain. En raison de l'investissement en temps considérable nécessaire à son emploi, cette technique de piégeage n'a plus été utilisée par la suite. Il aurait par ailleurs été difficile de l'appliquer aux alentours des terriers principaux qui occupent une surface considérable et sont situés dans des endroits très escarpés.

Figure 5.1. Installation d'une cage à double porte tombante et d'un filet (en arrière-plan) autour d'un terrier secondaire près de Gletterens. *Photo: P. Henrioux.*

Collets à arrêtoir

Les collets à arrêtoir (environ 150 exemplaires pour 5 ans de piégeage) ont été fabriqués selon un modèle de base (Harris *et al.* 1994) par M. M. Fontana et feu M. L. Nemitz, alors préparateurs pour les Instituts de Zoologie et de Botanique de l'Université de Neuchâtel. Les collets étaient composés de deux parties reliées par un maillon pivotant: 1) un câble métallique torsadé et souple, d'une épaisseur de 2 à 3 mm, doté d'une boucle d'ammarage permettant de fixer le piège au sol et 2) d'un câble métallique torsadé et souple, d'une épaisseur de 1.5 à 2 mm, en forme de boucle, destiné à se resserer autour du corps de l'animal lors de son passage. Le coulissage de la boucle était assuré par une pièce métallique perforée. Un arrêtoir inamovible était placé à environ 30 cm de l'extrémité de la boucle de capture afin d'éviter qu'un animal ne s'étrangle. Toutefois, conformément au principe du piège (celui-ci se reserre progressivement au fur et à mesure du passage de l'animal), la plupart des blaireaux ont été capturés au niveau du bassin, et les autres au niveau de la poitrine. Les piquets d'ancrage ont été confectionnés par M. A. Collaud, ancien préparateur puis régisseur à la Faculté des Sciences. Les supports en fil de fer rigide (2 mm d'épaisseur), destinés à maintenir la boucle de capture en place (position verticale), ont été préparés et adaptés par nos soins.

Figure 5.2. Collet placé le long d'une coulée bien utilisée au terrier principal de « Morens ».

Les collets ont été placés le long des coulées (sentiers) fréquemment empruntées par les animaux (Cheeseman et Mallinson 1980; Fig. 5.2), à 10-100 m des terriers ou, plus rarement, à proximité des latrines. La boucle de capture, ajustée à un diamètre de 20 à 30 cm suivant la conformation du site, était généralement posée à même le sol, ou au maximum à 5 cm au dessus de celui-ci. Suivant les prescriptions de Ferrari (1997), nous avons toutefois évité d'installer les collets dans des endroits où un éventuel animal capturé aurait pu se blesser, notamment dans des terrains présentant une forte déclivité ou dans des endroits entourés par une végétation arbustive très dense. Nous avons également renoncé à poser ce type de pièges dans des sols trop meubles (afin d'éviter que l'animal ne puisse « déraciner » le piège), de même que dans des endroits fréquentés par des promeneurs et leurs chiens, ces derniers n'étant malheureusement pas toujours tenus en laisse. Malgré les autorisations qui nous ont été accordées par les instances compétentes, et l'étiquette informative accrochée au niveau de la boucle d'amarrage, la présence de ces pièges n'a pas toujours été bien accueillie par les personnes qui étaient susceptibles de les découvrir (chasseurs, agriculteurs, forestiers,

naturalistes, promeneurs, etc.), puisqu'une vingtaine d'entre eux nous ont été volés, sans compter les nombreuses occasions où nos pièges ont été soigneusement désarmorcés. Rappelons toutefois que ces pièges, bien que plus stressants pour les animaux que les chatières, ont été employés dans de nombreuses autres études (Krunk 1978a, Cheeseman *et al.* 1988a, Cresswell et Harris 1988a), d'autant qu'ils constituent parfois le seul moyen efficace de capturer des blaireaux adultes (Graf *et al.* 1996; Do Linh San *et al.* 2003a; K. Hindenlang, comm. pers.).

Sessions de piégeage et contrôle des pièges

Les sessions de piégeage se sont déroulées chaque année d'avril à septembre, et ceci uniquement dans la Zone A du terrain d'étude (plaine agricole). En 1999, la campagne de capture n'a toutefois débutée qu'au mois de mai, alors qu'elle s'est achevée en juin déjà au cours de l'année 2003. Nous avons renoncé à piéger durant la saison de chasse (mi-septembre à fin octobre), de même qu'en février-mars lors la période de mise bas. Nous n'avons également effectué aucun piégeage de novembre à janvier en raison de l'activité réduite des blaireaux (Ferrari 1997) et afin de ne pas exposer d'éventuels animaux captifs à une période d'immobilité forcée dans des conditions défavorables.

Les sessions de piégeage se sont étalées sur 3 à 15 jours consécutifs. Les pièges, de 6 à 25 collets, et de 0 à 4 cages, étaient installés aux alentours de 2 à 15 terriers différents, en majorité des terriers principaux. Nous avons porté des gants et évité d'emprunter les coulées ou de demeurer trop longtemps à proximité des terriers aussi bien lors de la pause que du contrôle des pièges, ceci afin de minimiser le « dépôt » d'odeur humaine et d'augmenter ainsi les chances de captures. Pour cette raison également, les pièges étaient généralement placés et/ou amorcés en milieu de journée plutôt qu'en fin d'après-midi ou en début de soirée.

Les pièges étaient relevés à l'aube. Si nécessaire, les collets étaient remis en place, voire changés (certains individus ayant parfois réussi à se libérer du piège tout en endommageant la boucle de capture), et les appâts renouvelés. En 1999, et au printemps 2000, nous avons également contrôlé, autant de nuits que possibles, l'ensemble des pièges entre 23h00 et 01h00 du matin. Toutefois, au vu de la majorité de captures intervenues tôt le matin (lorsque les blaireaux et les renards rentrent de leurs pérégrinations nocturnes), et des dérangements liés aux fréquentes visites des terriers, notamment lors de la période d'élevage, nous avons renoncé aux contrôles nocturnes dès l'été 2000.

5.2.2. Anesthésie et lâcher

Tous les blaireaux ont été manipulés dans le terrain de façon à limiter le dérangement causé par la capture.

Lors de la phase de préparation de cette étude, nous avions prévu d'utiliser uniquement de l'hydrochloride de kétamine (Ketasol-100, flacons de 10 ml, concentration de 100 mg/ml; Dr. E. Gräub AG, Bern, Suisse) pour endormir les

blaireaux. Cette substance anesthésiante et analgésique a en effet été utilisée avec succès dans l'étude de nombreuses espèces de Vertébrés (Beck 1976), dont le blaireau (Hunt 1976, Mackintosh *et al.* 1976). Toutefois, de nombreux vétérinaires nous ont conseillé d'utiliser ce narcotique en association avec un sédatif, de sorte à induire une relaxation musculaire généralisée chez l'animal anesthésié. La combinaison de plusieurs drogues pour la narcose du blaireau avait déjà été expérimentée par Travaini *et al.* (1994). Suite à la proposition de Mme A.-S. Durussel, Dr vétérinaire, qui nous a aidé pour l'anesthésie des 4 premiers blaireaux capturés en juin et juillet 1999, notre choix s'est porté sur l'utilisation de médétomidine (Domitor, flacons de 10 ml, concentration de 1 mg/ml; Dr. E. Gräub AG, Bern, Suisse), un sédatif analgésique et myorelaxant utilisé très couramment pour immobiliser les chiens et les chats. Les deux substances, préalablement mélangées, ont été administrées avec un dosage de 10 mg/kg pour la kétamine, et de 0.1 mg/kg pour la médétomidine. Le poids des animaux a été estimé visuellement avant l'injection. Celle-ci a été effectuée à la main au moyen d'une seringue jetable (Discardit II, contenance de 5 ou de 2 ml; Becton-Dickinson, Meylan, F) et d'une aiguille (Microlance 3, 0.8 x 40 mm ou 0.5 x 25 mm; Becton-Dickinson, Meylan, F) stériles.

Les animaux endormis (naturellement) au moment du contrôle des pièges ont été approchés avec douceur, puis piqués au niveau des muscles de la cuisse. Les autres animaux ont dû être préalablement maintenus au niveau du cou à l'aide d'un bâton en « Y » (Cheeseman et Mallinson 1980, Harris *et al.* 1994). Une fois la piqûre effectuée, nous nous sommes mis hors de vue de l'animal pendant 5 à 10 minutes afin de ne pas le stresser inutilement et de permettre aux drogues d'agir efficacement. Après 40 à 60 minutes de narcose, dont 30 à 50 minutes d'examen et de manipulations, les blaireaux ont été réveillés (Fig. 5.4) grâce une injection intramusculaire d'atipamézole (Antisedan, antagoniste à la médétomidine, flacons de 10 ml, concentration de 5 mg/ml; Dr. E. Gräub AG, Bern, Suisse) avec un dosage de 0.5 mg/kg.

Tous les blaireaux ont ensuite été relâchés au terrier de capture après une courte phase de récupération (1 à 3 heures) dans une caisse en bois prévue à cet effet (dimensions: 50 x 50 x 80 cm; Fig. 5.3). Nous nous sommes assurés à chaque fois que les animaux réintègrent leur terrier (Fig. 5.5). Toutefois, à une reprise, une blairelle plutôt « désorientée » a préféré se reposer dans les fourrés suite à son lâcher. Elle regagna toutefois son terrier avant la tombée de la nuit.

Les renards piégés accidentellement ont été immobilisés à la main ou à l'aide d'un bâton en fourche, puis libérés à l'endroit de capture. Trois individus très excités et difficiles à maîtriser, et qui avaient sans doute été capturés peu de temps avant notre passage, ont dû cependant être anesthésiés. Nous avons pour ce faire injecté uniquement de la kétamine à faible dosage (2-5 mg/kg), de sorte à les « étourdir » pendant quelques minutes. Ceux-ci ont très vite récupéré, et regagné par la suite l'abri de leur choix (terrier, buissons et champ de maïs, respectivement).

Un marcassin piégé en 1999 a quant à lui été marqué par les surveillants de la faune (MM. P. Henrioux et P. Gabaz), puis relâché au lieu de capture.

Figure 5.3. Jeune femelle (Cléo, F45) placée dans une cage de réveil. *Photo: C. Biancardi.*

5.2.3. Poids, sexe, âge et mensurations corporelles

Une fois endormi, l'animal était libéré de son piège, puis posé sur une bâche pour l'isoler de l'humidité (Fig. 5.4). Afin d'éviter tout risque de stresser l'animal inutilement lors de nos manipulations (une certaine sensibilité sensorielle pouvant persister pendant l'anesthésie), ses yeux étaient ensuite recouverts d'un cache-yeux, en l'occurrence une chaussette de laine dont l'extrémité avait été préalablement coupée. Les pattes du blaireau étaient ensuite immobilisées deux par deux à l'aide de bandes « velcro ».

La bâche étant perforée et équipée de boucles métalliques à ses 4 extrémités, celle-ci nous a servi de support pour la pesée. Le poids des blaireaux a été mesuré à l'aide d'un dynamomètre (Pesola; charge maximale: 20 kg) à une précision de ± 50 g. Le sexe de l'animal a été déterminé par observation des organes sexuels (voir Chap. 4.2.6), et l'âge au moyen de l'usure des dents (voir Chap. 4.2.5). Nous avons ensuite effectué le même genre de mensurations corporelles que pour les cadavres (voir Chap. 4.2.2).

Figure 5.4. Injection d'un antagoniste afin de réveiller la jeune femelle anesthésiée (Cléo, F45). *Photo: C. Biancardi.*

5.2.4. Marquage et prélèvements

Les premiers blaireaux capturés ont été marqués à l'aide d'une pince appropriée de deux marques auriculaires en matière plastique (Rototag, Dalton Supplies Ltd., Henley-on-Thames, UK), sur la base d'un code de couleur permettant de les reconnaître individuellement (Fig. 5.5). Toutefois, ces animaux n'ayant pu être observés que très rarement lors d'affûts ou de suivis télémétriques, nous n'avons par la suite posé qu'une seule marque, voire aucune, le collier et le ruban réflecteur (voir Chap. 5.2.5) permettant alors de différencier l'animal capturé d'éventuels autres animaux partageant le terrier. Une femelle ayant été recapturée plus d'an après sa première capture, nous avons d'ailleurs constaté que celle-ci avait perdu ses deux marques auriculaires.

Dans la perspective d'une étude génétique future, nous avons prélevé une vingtaine de poils ainsi que 2 « confettis » de peau (d'un volume d'environ 10 mm^3 chacun) au moyen d'une pince à cuir au niveau des oreilles. L'oreille en question était préalablement désinfectée avec de l'éthanol à 70% (Reactolab SA, Servion, CH), alors qu'une pommade cicatrisante (Vita-Merfen, Max Ritter Pharma SA, Prangins, CH) était systématiquement appliquée après le prélèvement. En cas de saignements, ceux-ci étaient stoppés avec de la ouate hémostatique (Rhena Alginat, IVF, Neuhausen, CH).

Les poils étaient enfermés dans des enveloppes en papier, puis stockés dans un endroit sec, alors que les morceaux de peau étaient conservés dans des microtubes stériles de 2 ml (Sarstedt, Nümbrecht, D) préalablement remplis avec de l'éthanol pur (Merck, Darmstadt, D).

Tout comme les cadavres (Chap. 4.2.2), les animaux ont fait l'objet d'une inspection quant à la présence éventuelle d'ectoparasites. Soulignons également que pour des raisons de priorité inhérentes aux problématiques abordées, l'identification et le dénombrement des ectoparasites était le dernier examen prévu dans notre protocole de traitement. Pour cette raison, et en liaison avec divers imprévus survenus lors de l'anesthésie et de la manipulation de certains blaireaux, il s'est avéré impossible d'effectuer systématiquement cet examen sur tous les individus capturés.

Figure 5.5. (Sassie, F36) réintégrant son terrier après l'anesthésie. Elle est munie d'un collier-émetteur extensible AVM et de deux marques auriculaires.

5.2.5. Matériel de radio-pistage

Colliers-émetteurs

Nous avons posé un collier-émetteur sur tous les blaireaux âgés de plus de 6 mois. Plusieurs modèles ont été utilisés durant notre étude. La majorité des animaux ont été équipés d'un collier avec antenne externe flexible fabriquée par Wildlife Materials Inc. (Carbondale IL, USA). Nous référant aux tests et aux résultats positifs obtenus lors d'études précédentes sur le renard (Meia 1994) et sur le blaireau (Ferrari 1997), notre choix s'est porté sur le modèle HLPB-2140-LDAM. Un individu a toutefois été équipé d'un collier HPLM-2124-LDA qui n'avait pas été utilisé lors de l'étude de Ferrari (1997). Nous avons également posé deux colliers fabriqués par Biotrack Ltd. (Wareham, Dorset, UK), l'un possédant une antenne plus courte et plus rigide que les modèles évoqués ci-dessus, située par ailleurs en position médiane (et non sur le côté comme pour les modèles fabriqués par Wildlife Materials), l'autre possédant une antenne intégrée au collier lui-même. Un jeune blairelle âgée d'environ 5 mois ainsi qu'un mâle subadulte âgé de 13-15 mois ont quant à eux été équipés d'un collier extensible avec antenne externe fabriqué par AVM Instrument Company Ltd. (Livermore CA, USA).

Les spécificités techniques de chaque modèle utilisé sont consignés dans le tableau 5.1. La fréquence des différents émetteurs était comprise entre 148.0 et 148.8 MHz conformément aux normes imposées par l'OFCOM (Tabl. 5.4). Tous les colliers étaient munis d'un système indicateur d'activité (voir détails dans le chapitre 5.2.6). La plupart d'entre eux possédaient également un indicateur de mortalité (pulsations très rapides, de l'ordre de 200 par minute, en cas d'immobilité prolongée de l'animal). Le poids des colliers standards s'élevait à 160 g, ce qui correspond à environ 1.3% du poids d'un blaireau adulte de 12 kg et à 1.8% de celui d'un jeune accusant 9 kg. Les colliers extensibles pesaient quant à eux 95 g, c'est-à-dire 1.2% du poids d'un blaireautin de 8 kg.

En raison de la difficulté de distinguer les marques auriculaires colorées et le collier (de couleur noir) sur des animaux observés de nuit, et suite à la décision de ne plus poser de marques auriculaires (voir Chap. 5.2.4), nous avons équipé les antennes des colliers avec des rubans adhésifs fluorescents (Scotch, 3 M, Rüschlikon, CH; Meia 1994). Des codes ont été choisis (nombre et largeur des bandes) de façon à pouvoir différencier les individus lors des suivis nocturnes ou des affûts crépusculaires.

Récepteur

Nous avons utilisé un récepteur confectionné par Yaesu (Modèle FT-290RII) distribué par A. Wagener (Cologne, D). Il s'agit d'un appareil performant et solide, destiné à l'origine aux radio-amateurs pratiquant la CB. Il a été modifié pour les besoins de la radio-télémétrie, la partie émettrice ayant été supprimée et remplacée par un dispositif permettant d'affiner la recherche par le biais d'un potentiomètre. Ce récepteur, qui pouvait recevoir une large bande de fréquence (144-154 MHz), permettait de mémoriser jusqu'à 9 fréquences différentes, celles-ci étant sélectionnables en tout

temps au moyen d'une pression sur le bouton de rappel correspondant. La fréquence de réception du signal émis par le collier pouvant légèrement varier en fonction de divers paramètres (éloignement de l'animal, présence d'obstacles entre l'émetteur et le récepteur, conditions météorologiques), ce récepteur disposait également d'un modulateur de fréquence très sensible (± 1000 Hz). Il était alimenté par un accumulateur détachable composé de 9 piles rechargeables (Ni/Cd) de 1.2 V. Son poids s'élevait à 1.2 kg sans les batteries. L'appareil, qui possédait une lanière en nylon, était porté en permanence autour du cou, les mains restant ainsi libres pour orienter l'antenne et effectuer d'éventuels réglages fins. Le récepteur disposait également d'un système de rétro-éclairage pour le travail de nuit. Ce dispositif n'a toutefois été utilisé qu'en de rares occasions, car notre lampe frontale (Petzl, Modèle E22) fournissait déjà une source lumineuse plus que suffisante. Nous avons utilisé la plupart du temps des écouteurs auriculaires munis d'un adaptateur mono-stéréo afin de ne pas perturber les animaux avec le signal (« bip-bip ») restitué par notre récepteur. Ce dernier étant par ailleurs très sensible à l'humidité, nous l'avons recouvert avec une bâche en plastique transparente lors des quelques nuits de suivi sous la pluie.

Figure 5.6. Localisation diurne d'un blaireau (Cléo, F45) par radio-télémétrie. *Photo: C. Biancardi.*

Antennes

Les localisations des animaux ont été effectuées à l'aide d'antennes portatives de type Yagi distribuées par A. Wagener (2 éléments) et Wildlife Materials Inc. (3 et 5 éléments), respectivement (Fig. 5.6). Pour rechercher le signal d'un animal qui était hors de portée, nous avons utilisé une antenne-fouet (non-directionnelle) fixée sur le toit de notre véhicule.

Tableau 5.1. Nombre, fabricant, spécificités techniques et prix des colliers-émetteurs utilisés lors de notre étude.

Colliers	WM I	WM II	B I	B II	AVM
Nombre d'exemplaires	12	1	1	1	2
Fabricant	Wildlife Materials	Wildlife Materials	Biotrack	Biotrack	Advanced Telemetry System
Modèle	HLPB 2140-LDAM	HPLM 2124-LDA	TW-3	TW-3	SB2
Antenne	Externe, sur le côté	Externe, sur le côté	Externe, médiane	Intégrée au collier	Externe, sur le côté
Lanière	Nylon	Nylon	Nylon	Nylon	Nylon
Fermeture	Vis et boulons	Vis et boulons	Boucle	Boucle	Extensible
Poids (g)	160	110	160	160	95
Durée de vie théorique (jours)	539-693	289	730	730	370-444
Voltage	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5
Pulsations/min	45[1]/90[2]	45[1]/90[2]	60[3]	60[3]	55[3]
Durée des pulsations (ms)	25	25	30	30	25
Activité	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui
Mortalité	Oui	Non	Non	Non	Non
Prix	$ 239	?	£ 155	£ 155	$ 364

[1]nombre de pulsations minimal, [2]nombre de pulsations maximal, [3]nombre de pulsations moyen

5.2.6. Protocole de radio-pistage

Pointages diurnes

Tous les blaireaux portant un collier en état de marche ont été localisés quotidiennement sur une base de 5 à 7 jours par semaine. Les pointages, le plus souvent entre 1 et 3 par jour, avaient pour but de déterminer le gîte utilisé pour le repos diurne ainsi que le patron d'activité pendant la journée. Les localisations étaient effectuées entre 06h00 et 21h00, en fonction de nos autres activités sur le terrain (fin ou début d'un suivi nocturne, pose ou contrôle des pièges, affûts, recherche d'indices, prise de données écologiques). Des pointages réalisés en matinée et en soirée nous ont par ailleurs permis de contrôler si les animaux changeaient ou non de site de repos durant la journée.

Pour la plupart des animaux, nous avons également déterminé les chambres utilisées à l'intérieur du terrier principal. La longueur et/ou largeur des chambres souterraines aménagées par les blaireaux variant de 0.5 à 1.2 m (Roper 1992a, 1992b, Roper *et al.* 1991a, 1991b, 1992), nous avons considéré que les animaux occupaient une chambre différente à chaque fois qu'une nouvelle localisation était distante d'au moins 2 mètres par rapport aux localisations connues. À cet égard, nous nous sommes démarqués des quelques études à ce sujet (Roper et Christian 1992, Butler et Roper 1996, Roper *et al.* 2001, Kowalczyk *et al.* 2004), dans lesquelles la « valeur-seuil » considérée était de 1 mètre. Au vu des dimensions des loges souterraines, cet écart ne nous a pas paru suffisant pour assurer l'utilisation de chambres différentes (l'existence de chambres plus spacieuses n'est en effet pas à exclure). Dans tous les cas, une précision de ± 30 centimètres lors des localisations était possible en diminuant la sensibilité du récepteur au minimum, en pointant l'antenne à la verticale contre le sol, puis en contrôlant les variations de l'aiguille de l'ampèremètre du récepteur. La position des chambres successives était ensuite reportée sur un schéma du terrier, en nous basant à chaque fois sur la présence d'une structure particulière du micro-habitat (entrées, tronc d'arbre, souche, grosse pierre, latrines, etc.). De plus, nous plantions généralement un bâton en position verticale à l'endroit surplombant les différentes chambres utilisées. Le repère était remis en place ou remplacé si nécessaire.

Suivis nocturnes

En plus des localisations quotidiennes, les blaireaux équipés d'un collier-émetteur ont fait l'objet de 1 à 3 suivis nocturnes en continu par mois. Selon White et Garrot (1990), le stress dû à la capture peut perturber le comportement d'un animal pendant quelques jours. Pour cette raison, nous avons renoncé à effectuer un suivi dans la première semaine suivant la capture d'un blaireau. Toutefois, suite à l'expérience « malheureuse » d'un individu qui avait disparu 3 jours après sa capture, des pointages nocturnes – non considérés dans les analyses – étaient tout de même effectués dans les nuits suivants la capture afin de pouvoir garder un contact auditif avec l'animal en cas de dispersion du terrier natal.

Pour les suivis, nous nous rendions généralement sur place 1 à 2 heures avant le coucher du soleil, c'est à dire avant que les animaux ne quittent leur terrier ou tout autre lieu utilisé pour le repos diurne. Les localisations étaient effectuées toutes les quinze minutes (exemple: 19h00, 19h15, 19h30,...; Roper *et al.* 1986, Fowler et Racey 1988, Shepherdson *et al.* 1990, Ferrari 1997, Kowalczyk *et al.* 2003a) et se prolongeaient jusqu'à ce que les animaux regagnent définitivement un terrier ou tout autre lieu de repos pour y passer la journée. Lorsqu'un blaireau choissisait un lieu de repos en surface, un contrôle était généralement effectué plus tard dans la journée (habituellement en milieu d'après-midi) afin de nous assurer que l'animal avait bel et bien passé la journée en surface, et n'était pas retourné plus tard dans un gîte souterrain.

Les localisations étaient effectuées en voiture ou à pied en fonction de la vitesse de déplacement de l'animal. Le temps nécessaire pour effectuer un pointage variait entre 1 et 5 minutes suivant l'éloignement et le type d'activité de l'individu suivi. Pour réduire autant que possible cet intervalle de temps, et ainsi minimiser les erreurs goniométriques liées au déplacement éventuel du blaireau lors de la localisation, la position de l'animal était généralement déterminée à l'aide de deux visées uniquement. Nous prenions toutefois soin d'effectuer les fixes de sorte à ce que l'angle d'intersection entre les deux directions déterminées soit aussi proche de 90° que possible. La plupart du temps, l'animal-cible se nourrissait pendant de longue périodes dans des milieux qui lui assuraient une couverture totale (champs de colza, de blé ou de maïs, haie, etc.). Les pointages pouvaient alors être effectués à une distance de 10 à 100 m sans risque de le perturber, si bien que la précision des localisations avoisinait ± 15 m. Lorsque le croisement de nos visées situait le blaireau à ± 20 m d'un écotone (lisière de forêt, zone de transition entre deux types de champs), la localisation était confirmée au moyen d'une troisième visée réalisée depuis la frontière entre les deux types de milieux. Pour les rares cas de figure où l'animal se déplaçait à vive allure, les pointages étaient effectués à des distances allant de 100 à 400 m. Dans ces circonstances, nous nous rapprochions aussi rapidement que possible de l'animal, afin d'affiner notre localisation. Lorsque cela n'était pas possible, notamment parce que l'animal continuait à se déplacer rapidement, la localisation initiale était conservée, mais avec cette fois-ci une marge d'erreur estimée à ± 50 m.

Toutes les localisations étaient reportées au fur et à mesure sur une carte géographique 1:25'000 aggrandie au 1:10'000, sous la forme d'un point numéroté. Pour assurer la précision des localisations mentionnées ci-dessus, il était toutefois nécessaire d'effectuer les visées depuis des endroits facilement repérables sur la carte (croisées de chemins ou de routes, lisière, coin de forêt, etc.).

Paramètres météorologiques

En plus de la position de l'animal, nous avons relevé, à chaque localisation réalisée lors des pointages diurnes ou des suivis nocturnes, des paramètres décrivant les conditions météorologiques ambiantes: couverture nuageuse (beau, nuageux, couvert ou pluie), état du sol (sec, humide, mouillé) et force du vent (nul, léger, moyen, fort).

Toutes les données récoltées ont directement été saisies dans un fichier de type tableur au moyen d'un ordinateur de poche (PSION Series 5). Elles étaient ensuite transférées sur un PC au moyen d'un câble de type RS232 fixé au port sériel et d'un logiciel de transfert adéquat (PsiWin 2.1).

5.2.7. Types d'activité

Un autre paramètre qui a été relevé lors de toutes les localisations effectuées est le type d'activité présenté par les animaux. Tous les modèles de colliers utilisés dans cette étude présentaient en effet la caractéristique d'émettre un signal régulier (lent ou rapide) lorsque les animaux-cibles étaient immobiles. Nous avons alors considéré les blaireaux comme étant au repos (repos éveillé ou sommeil). À l'inverse, le signal variait (lent et rapide, en alternance) lorsque les individus suivis bougeaient. Dans ce cas de figure, les animaux étaient considérés comme actifs (activité stationnaire ou locomotrice). Le choix entre « activité » et « repos » s'est fait sur la base de 5 minutes d'écoute lors de la réalisation des visées nocturnes (par exemple de 22h00 à 22h05 pour la localisation de 22h00) ou lors des pointages quotidiens. Par ailleurs, lors des suivis en continu, le type de signal était encore confirmé à 2 ou 3 occasions lors des « phases d'attente » en branchant l'antenne fouet de la voiture sur notre récepteur. Globalement, les blaireaux ont donc été considérés comme actifs ou inactifs pendant des périodes unitaires de 15 minutes.

Afin de pouvoir effectuer une analyse un peu plus détaillée du rythme circadien d'activité des blaireaux, quatre catégories de comportements ont été distinguées lors des suivis nocturnes et des pointages diurnes, soit le repos au gîte (animal inactif dans un terrier ou autre type de gîte), le repos en surface (animal inactif en surface), l'activité au gîte (animal actif dans un terrier ou autre type de gîte) et l'activité en surface (animal actif en surface).

La période d'activité (PA) des blaireaux est généralement définie comme l'intervalle de temps compris entre l'heure de la première sortie du terrier et l'heure du retour définitif au gîte (Harris 1982, Ferrari 1997, Kowalczyk *et al.* 2003a). Toutefois, comme nos blaireaux, contrairement à ce qui a été observé dans la plupart des populations étudiées (Neal et Cheeseman 1996), ont utilisé à de nombreuses reprises des gîtes en surface pour le repos diurne, cette définition a dû être adaptée. Ainsi, pour les animaux ayant séjourné en surface, le début de l'activité coïncidait avec la première localisation active à un endroit différent du lieu de repos diurne initial, et l'arrêt de l'activité avec la première localisation (active ou inactive) à l'endroit du repos diurne final. Cette adaptation n'a pas porté à conséquence quant à la durée des périodes d'activité pour les deux types de comportement, puisque les blaireaux ayant passé la journée dans des terriers ne s'attardaient que quelques minutes devant leur gîte après leur sortie. Ainsi, des blaireaux actifs pendant 1 heure sur leur lieu de repos diurne en surface (par exemple un champ de maïs) avant d'engager leurs pérégrinations nocturnes devaient bel et bien être considérés comme des animaux n'ayant pas encore débuté leur période d'activité (tels des congénères s'activant dans leur terrier).

5.2.8. Détermination et analyse des domaines vitaux

Définitions

Pour satisfaire ses différents besoins alimentaires, comportementaux et de reproduction (recherche d'un partenaire sexuel, élevage des jeunes), un animal sauvage exploite une zone géographique définie qui constitue son domaine vital (« home range » en anglais; Burt 1943). De plus, chez certaines espèces, tout ou partie de ce domaine vital est défendu contre les intrusions de congénères, toute l'année, ou seulement pendant certaines périodes. La zone signalée (par des chants ou des vocalisations, des dépôts de crottes, ou encore des marquages urinaires et glandulaires) et défendue activement constitue le territoire (Noble 1939, Maher et Lott 1995, Powell 2000). Certains auteurs parlent quant à eux de « zone de probabilité » (Harrison 1958), d'« aire exclusive » (Pitelka 1959) ou encore d'« aire nodale » (Kaufmann 1962) selon la signification accordée à la partie du domaine vital qui est exploitée de façon plus intensive par un animal ou un groupe d'animaux.

Choix de la méthode d'échantillonnage

Le blaireau possédant des caractéristiques biologiques et physiologiques se répétant environ tous les 12 mois (accouplement, naissances, implantation des blastocystes, repos hivernal), la détermination du domaine vital de ce mustélidé devrait donc se faire à l'échelle annuelle, tout en essayant de mettre en évidence et d'expliquer d'éventuelles variations saisonniéres. À cet égard, la méthode la plus précise – dans l'absolu – consisterait donc à définir la position de l'animal toutes les secondes, si possible au mètre près, et ce pendant une année. Une telle approche ne serait toutefois guère applicable, à la fois pour des raisons techniques, financières ou de « main-d'œuvre ». Mais avant tout, une telle précision n'est pas vraiment indispensable. La plupart des études sur le comportement spatial des vertébrés se contentent d'ailleurs d'appréhender celui-ci en récoltant uniquement un échantillon parmi la « population » totale des localisations d'un animal au cours d'un cycle annuel, saisonnier et même journalier (Millspaugh et Marzluff 2001).

Il existe habituellement deux approches quant à l'acquisition de l'échantillon de localisations désiré: 1) réaliser des suivis en continu pendant une durée prédéfinie (24 h, 12 h, 6 h,...) ou alors 2) effectuer des pointages aléatoires lors de la période d'étude (Harris *et al.* 1990). La deuxième méthode présente l'avantage d'obtenir des données temporellement indépendantes, l'échantillon récolté étant plus représentatif de la population de localisations, et permet ainsi d'estimer plus fidèlement la taille des domaines vitaux saisonniers ou annuels. Cette approche présente toutefois plusieurs désavantages suivant les espèces étudiées et les cas de figure. Lorsque le temps pour obtenir deux localisations non corrélées s'élève de quelques heures à une journée environ, le biologiste se devra de récolter des données lors de plusieurs nuits (pour le cas d'un animal nocturne) par semaine afin d'obtenir un nombre de localisations suffisamment élevé. Toutefois, une étude de Rooney *et al.* (1998) a montré que dans certains cas, même la réalisation d'une localisation par semaine n'assurait pas

l'indépendance des données, si bien que de la sorte une détermination du domaine vital à l'échelle saisonnière paraît compromise (d'autant que certains algorithmes sous-estiment automatiquement la taille du domaine vital lorsqu'un nombre minimal de localisations n'est pas atteint; Harris *et al.* 1990). Finalement, le plus grand désavantage de cette approche est de ne pas pouvoir déterminer, en plus de la taille du domaine vital, des paramétres biologiques importants tels que le tracé, la longueur ou la vitesse des déplacements, la durée des pauses, ou encore de mettre en évidence des séquences comportementales particuliéres ainsi que la réalisation de comportents inhabituels (Kenward 2000). Pour toutes ces raisons, nous avons opté pour le suivi en continu des animaux (voir Chap. 5.2.6.) afin de déterminer l'organisation et le comportement spatial des blaireaux.

Choix de la méthoda d'analyse .

Comme le soulignent plusieurs auteurs (Harris *et al.* 1990, White et Garrott 1990, Kenward 2000), il n'existe aucune technique parfaitement fiable pour la détermination de la taille des domaines vitaux, chaque méthode d'analyse présentant à la fois des avantages et des désavantages. Nous avons donc choisi ici d'utiliser deux des algorithmes les plus fréquemment utilisés afin de pouvoir comparer nos données avec d'autres études. Tous les calculs ont été effectués à l'aide du software Biotas (Version 1.03.1, Ecological Software Solutions). Ce programme informatique a été préféré à d'autres logiciels concurrents (Ranges V, Wildtrak, McPaal, Ulysses,...) en raison de sa compatibilité avec les fichiers générés par ArcView 3.x (ESRI, Redlands, USA), de son interface conviviale, de ses multiples possibilités d'analyse et, non des moindres, de sa simplicité d'emploi.

MCP: « Minimum Convex Polygon » (Mohr 1947, Hayne 1949)

Bien qu'il s'agisse de la technique de calcul la plus ancienne, la méthode du polygone convexe minimum (« Minimum Convex Polygon » ou MCP) est de loin la plus couramment utilisée. Elle consiste à calculer la surface du plus petit polygone à angles convexes (< 180°) englobant l'ensemble des localisations (MCP 100%). Elle offre l'avantage d'être simple et de permettre des comparaisons fiables entre différentes études du fait de son utilisation très répandue. De plus, étant donné qu'il s'agit d'une méthode non paramétrique, le calcul des domaines vitaux n'est pas influencé par une éventuelle autocorrélation des données (Harris *et al.* 1990). Nous avons donc décidé d'inclure, pour l'estimation de la taille des domaines vitaux des différents blaireaux suivis, aussi bien les localisations actives ou inactives obtenues lors des pointages quotidiens que celles effectuées lors des suivis en continu. Nous n'avons toutefois considéré que les localisations spatialement différentes. Ceci signifie donc que lorsque plusieurs localisations successives ont été faites au même endroit, seule la première (ou plus généralement l'une d'entre elles) a été conservée. Cette option permet à notre avis de donner plus de sens à la notion du nombre de localisations requises pour atteindre un palier prédéfini par rapport à la grandeur totale du domaine vital. En effet, selon le mode de récolte des données, la probabilité d'obtenir des localisations

spatialement identiques (maille à définir) augmente, si bien que les « valeurs-seuils » obtenues ne peuvent pas vraiment être comparées.

Un problème potentiel posé par cette méthode de calcul provient du fait qu'elle accorde une importance extrême aux localisations périphériques, si bien que les risques de surestimer la taille du domaine vital ou que ce dernier englobe des portions d'espace qui ne sont pas utilisées de façon effective par l'animal ne doivent pas être négligés. Nous avons donc essayé de pallier partiellement à cet inconvénient en éliminant 5% des localisations périphériques (MCP 95%). Zimen (1984) recommande quant à lui d'exclure également d'éventuelles excursions. Ce type de comportement spatial n'a toutefois pas été observé dans lors de nos différents suivis. En revanche, des phases de dispersion ont pu être mises en évidence, et ont été analysées séparément.

HMT: « Harmonic mean transformation » (Dixon et Chapman 1980)

Contrairement au MCP, l'HMT est une méthode statistique de calcul du domaine vital. Son principe est de définir le centre d'activité de l'animal sur la base de la moyenne harmonique des coordonnées des localisations. Les contours obtenus sont des isolignes englobant un certain pourcentage de localisations de sorte que cette technique se prête particulièrement bien à la détermination des aires nodales. Tout comme le MCP, l'HMT présente le désavantage d'englober des portions d'espace non fréquentées par l'animal-cible, mais ceci de façon tout de même moins marquée que pour le cas de la première méthode. L'autocorrélation des données pose potentiellement un problème pour ce type d'analyse (Swihart et Slade 1985, Salvatori *et al.* 1999), toutefois divers auteurs (Harris *et al.* 1990, Cresswell et Smith 1992) soulignent que l'Harmonic mean est moins sensible que les autres techniques statistiques à ce sujet. Selon White et Garrott (1990), l'indépendance des données peut être assumée lorsque l'animal focal a le temps d'aller d'un bout à l'autre de son domaine vital entre deux pointages. Meia (1994), qui a étudié le comportement spatial du renard et effectué des localisations toutes les 15 minutes, n'a toutefois remarqué aucune différence notable en réduisant le nombre de localisations. Dans le cas du blaireau, Ferrari (1997), se basant sur l'index de Schoener (voir Schoener 1981 ou Harris *et al.* 1990) a constaté que, pour 75% des suivis nocturnes effectués, un intervalle de 5 heures n'était pas suffisant pour obtenir des localisations indépendantes.

Pour notre part, suivant les recommandations de certains auteurs (Reynolds et Laundré 1990, De Solla *et al.* 1999), nous n'avons pas réduit la taille de nos échantillons de façon à éliminer l'autocorrélation des données, étant démontré que ce procédé peut entraîner la perte d'informations biologiques importantes lors de l'estimation de la taille des domaines vitaux. Afin de pouvoir comparer nos données avec d'autres études, nous avons choisi de calculer les limites des domaines vitaux en utilisant 95% des localisations (HMT 95%). Les aires nodales ont quant à elles été tracées avec 50% des données (HMT 50%). Pour ces calculs, nous n'avons toutefois utilisé que les localisations actives en surface relevées lors des suivis en continu. Ainsi, les HMTs obtenus devraient mieux rendre compte de l'exploitation de l'habitat à des fins alimentaires.

5.2.9. Analyse des déplacements

L'étude des déplacements a été réalisée dans Excel (Version 7.0, Microsoft), à partir des coordonnées des localisations des animaux récoltées lors de l'ensemble des suivis nocturnes. La distance entre deux localisations (ou parcelles, voir Chap. 5.2.10) successives a été calculée en utilisant le théorème de Pythagore. Cette approche plutôt rudimentaire (en comparaison avec les modules dévolus au calcul des déplacements dans les programmes d'analyse des domaines vitaux) nous a en effet permis de réaliser des analyses plus fines et plus transparentes (≠ « black box »). La longueur des déplacements nocturnes a été calculée en additionnant toutes les distances parcourues entre localisations consécutives (Meia 1994, Ferrari 1997). Etant donnée que cette technique ne tient pas compte de la sinuosité des trajets, nos résultats doivent être considérés comme des déplacements nocturnes minimaux.

La vitesse de déplacement a été estimée en divisant la distance totale parcourue en une nuit par la durée de la période d'activité (PA). Toutefois, cette approche ne tient pas compte des éventuelles phases de repos de l'animal (1 localisation inactive durant la PA correspondant, rappellons-le, à 15 minutes de repos). Pour ce faire, nous avons également calculé la vitesse en utilisant la durée effective d'activité comme dénominateur. Il s'agit donc de la vitesse moyenne calculée sur l'ensemble des déplacements effectués entre deux localisations actives consécutives. De nouveau, dans l'un comme dans l'autre cas de figure, les valeurs obtenues n'expriment pas précisément les vitesses réelles de déplacement, car la sinuosité des trajets n'entre pas en ligne de compte.

5.2.10. Utilisation de l'habitat et de l'espace

Aussi bien lors des pointages quotidiens que durant les suivis en continu, l'habitat fréquenté par l'animal a été relevé en même temps que sa position. Dix groupes de 24 structures paysagères différentes ont été retenus à cet effet:

1. Forêts, lisiéres et bosquets
2. Haies, cordons boisés et buissons
3. Cultures de colza
4. Cultures de blé et d'orge
5. Cultures de maïs
6. Prés et pâturages
7. Cultures de pomme de terre et de betteraves
8. Champs labourés et terre nue
9. Vergers, jardins et alentours d'habitations
10. Chemin, champs de tabac, de tournesol et de moutarde, herbes hautes, roselières

Les pointages effectués durant la journée ont permis de déterminer les milieux utilisés pour le repos diurne. Les localisations nocturnes liées à une activité en surface nous ont quant à elles donné la possibilité de quantifier l'utilisation de l'habitat par les blaireaux lors de la recherche de nourriture.

Largeur de la diversité des habitats fréquentés

La largeur de la diversité des habitats fréquentés (*LDH*) a été évaluée en utilisant la formule de Hespenheide (1975), développée à l'origine pour calculer la largeur de la niche alimentaire (*BS*):

$$LDH = \frac{H - 1}{n - 1} \qquad avec \qquad H = \frac{1}{\sum P_i^2}$$

où: n = nombre d'habitats considérés

P_i = proportion relative d'utilisation de chaque habitat

Plus la valeur de *LDH* est proche de 1, plus les habitats sont utilisés de manière uniforme.

Plus la valeur de *LDH* est proche de 0, plus la fréquentation d'un habitat particulier domine.

Sélection de l'habitat

Nous n'avons pas estimé judicieux de comparer la proportion des milieux fréquentés avec celle observée dans chaque domaine vital, considérant que celui-ci peut déjà correspondre à une sélection effectuée par l'animal parmi les habitats disponibles (Garshelis 2000). À l'inverse, une comparaison entre la structure paysagère du domaine vital et de l'ensemble de la région d'étude s'avère délicate, car 1) les domaines vitaux n'ont pas pu être déterminés sur une base annuelle et ne reflètent donc pas une « sélection globale » (voir chapitre 5.3.2) et 2) ceux-ci peuvent englober des portions qui n'ont pas été réellement exploitées par l'animal (voir Chap. 5.2.8; Powell 2000).

Nous avons donc décidé de tester la sélection de l'habitat par les blaireaux lors de leur recherche de nourriture en comparant la proportion des milieux fréquentés (révélés par des localisations actives en surface) avec la proportion des habitats disponibles dans les communes concernées par les suivis télémétriques. Les données en question, disponibles pour chaque année où des suivis radio-télémétriques ont été effectués (1999 à 2002), ont été obtenues auprès de l'Office fédéral de la statistique (Relevé des structures agricoles). La proportion des différentes catégories paysagères disponibles (« offre ») a été calculée en établissant une moyenne des proportions relevées dans

chaque commune « utilisée » par chaque animal durant l'année où il a été suivi. Une telle approche nous a paru judicieuse, car les données radio-télémétriques ont dû être été regroupées et analysées globalement plutôt qu'indivuellement (périodes de suivi trop courtes et ou trop peu de localisations). Certaines catégories paysagères ont dû être regroupées pour les besoins des analyses statistiques.

La sélection de l'habitat a été calculée à l'aide de statistiques Z de Bonferroni (Neu *et al.* 1974, Alldredge et Ratti 1986). Pour ce faire, nous avons comparé statistiquement les proportions de localisations actives observées (*Po*) et attendues (*Pa*) dans chaque type d'habitat, l'intervalle de confiance de Po ayant été déterminé en appliquant la formule de Byers *et al.* (1984):

$$Po - Z_{\alpha/2k}\sqrt{\frac{Po\ (1 - Po)}{n}} \leq Po \leq Po + Z_{\alpha/2k}\sqrt{\frac{Po\ (1 - Po)}{n}}$$

où: Po = proportion de localisations observées dans un milieu k_i

$\alpha = 0.05$ (degré de probabilité choisi)

k = nombre de milieux représentés dans le terrain d'étude

n = nombre total de localisations

Si la valeur de *Pa* est comprise dans l'intervalle de confiance de Po, alors le milieu concerné est utilisé proportionnellement à sa disponibilité dans terrain d'étude lors de la recherche de nourriture.

Si la valeur de *Pa* se trouve en dehors des limites de l'intervalle de confiance, alors le milieu en question est significativement sélectionné ou évité par les blaireaux lors de la recherche de nourriture.

Notion de parcelle et de durée minimale d'exploitation

Afin d'étudier de manière un peu plus détaillée comment les blaireaux exploitent les ressources alimentaires aussi bien dans l'espace (en réalité en surface...) et dans le temps, nous avons tenté de déterminer la durée et les modalités d'utilisation des parcelles alimentaires. La notion de « parcelle » a été définie comme l'ensemble des points situés dans un rayon de 15 mètres autour d'une localisation radio-télémétrique. Ceci impliquait donc que lorsqu'un blaireau était relocalisé à moins de 15 mètres d'une position précédente (que cela soit le quart d'heure d'après ou quelques heures plus tard), nous considérions qu'il réexploitait une parcelle. Notre définition posait toutefois un problème (et ceci indépendamment de la longueur du rayon choisi), en ce sens qu'un animal qui était localisé à moins de 15 mètres en dehors du périmètre d'une

parcelle précédemment visitée était tout de même susceptible d'empiéter sur cette dernière. Nos analyses ont toutefois montré que la distance minimale entre deux parcelles exploitées était très rarement inférieure à 30 mètres, minimisant ainsi la problématique évoquée.

Les pointages étant effectués tous les quarts d'heure, et les animaux étant considérés comme actifs ou inactifs pendant des périodes unitaires de 15 minutes, il nous a paru logique de décréter que le temps minimal d'exploitation d'une parcelle s'élevait également à 15 minutes. Même si ceci n'était sans doute pas (toujours) le cas en pratique, et que les durées présentées plus loin se devront d'être considérés avec une certaine prudence, il apparaît tout de même clair qu'un animal localisé deux fois de suite au même endroit (= 30 minutes) aura bel bien passé plus de temps à exploiter cette parcelle que s'il n'y avait été localisée qu'une seule fois (15 minutes).

5.2.11. Affûts et structure sociale

Le nombre de blaireaux occupant un terrier a été déterminé en réalisant des affûts crépusculaires aux terriers principaux. Aucune tentative d'observation n'a été effectuée devant les terriers secondaires. Les affûts ont été réalisés d'avril à août, de manière non systématique, en fonction des disponibilités laissées par les autres activités de terrain. Les affûts débutaient généralement 1 heure avant le coucher du soleil, et cessaient 1 à 1 heure et demie après la tombée de la nuit. Nous avons été aidé à ce titre par des collègues, des étudiant(e)s et des ami(e)s, afin de pouvoir réaliser des observations simultanées à plusieurs terriers, et surtout d'augmenter la taille de l'échantillon.

La grandeur des domaines sociaux a été déterminée en regroupant toutes les localisations radio-télémétriques des animaux appartenant à la même unité sociale. Le calcul des surfaces et périmètres correspondants a été effectué en utilisant les mêmes algorithmes que dans le cas des domaines vitaux individuels (voir Chap. 5.2.8). Deux animaux étaient considérés comme appartenant au même groupe social lorsqu'ils utilisaient le même terrier principal et que leurs domaines vitaux (MCP 100%) présentaient un recouvrement supérieur à 50% (Ferrari 1997). Une seule exception à ce sujet a été faite pour un mâle adulte (Balou, M16) qui n'a pu être suivi que pendant 8 jours en raison d'un problème d'émetteur (voir Chap. 5.3.2), mais dont les quelques localisations nocturnes indiquaient clairement qu'il appartenait à la même unité sociale qu'une autre femelle (Gwendoline II, F20).

Nous avons voulu tester si la grandeur moyenne des domaines sociaux déterminés au moyen de la radio-télémétrie se démarquait de celle obtenue en générant mathématiquement des domaines hypothétiques autour des 26 terriers principaux, en assumant que tout l'espace à disposition est utilisé par les blaireaux. La méthode choisie, développée en 1850 par Dirichlet (« Dirichlet tesselation/domains »), puis redécouverte plus tard par Voronoi et Thiessen (Polygones de Voronoi ou de Thiessen, respectivement), consiste à dessiner un polygone convexe autour de chaque terrier principal. Chaque point à l'intérieur d'un polygone spécifique présente la particularité

d'être plus prêt du TPB qu'il entoure que de n'importe quel autre TPB. Cette technique avait déjà été appliquée par d'autres auteurs dans le cas du blaireau (Doncaster et Woodroffe 1993, Ostler et Roper 1998, Blackwell et Macdonald 2000, Doncaster 2001) ou du renard (Stiebling 2000). Les polygones ont été générés en utilisant le logiciel Biotas (Version 1.03.1, Ecological Software Solutions) et l'extension Animal Movement Analyst (Version 2.0; Hooge *et al.* 1999) pour ArcView 3.x (ESRI, Redland, USA). Soulignons toutefois que comme la taille des polygones externes (14 dans notre cas) dépend directement des limites – arbitraires – du terrain d'étude, seuls les polygones internes (n = 12) ont été utilisés pour notre analyse comparative.

5.2.12. Paramètres déterminés et saisons considérées

Le tableau 5.2 présente l'ensemble des paramètres et des catégories correspondantes qui ont été déterminés pour chacun des suivis nocturnes. En plus du calcul des valeurs moyennes et des écarts-types pour l'ensemble des animaux suivis (données regroupées), nous avons cherché à savoir si nos résultats variaient significativement en fonction de l'âge des animaux, des conditions météorologiques, de la force du vent, de l'état du sol et finalement de la saison. Toutefois, comme les blaireaux n'ont pu être suivis qu'entre fin mars et début novembre, seules trois saisons ont été considérées. Notre but étant de tester l'influence éventuelle des conditions trophiques sur le comportement des blaireaux, cette répartition a été faite en fonction de l'offre alimentaire:

- Printemps: (mars), avril, mai [colza]
- Eté: juin, juillet [orge, blé]
- Automne: août, septembre, octobre, (novembre) [maïs]

5.2.13. Analyses statistiques

Le traitement statistique des données a été effectué en utilisant des tests non paramétriques standards tout en suivant les recommandations d'application de Fowler *et al.* (1998). Les analyses ont été réalisées à l'aide des logiciels SPSS (version 10.0 pour Windows) et Microsoft Excel 97. Les risques ont été choisis à $p < 0.05$, $p < 0.01$ et $p < 0.001$ (respectivement significatif, hautement significatif et très hautement significatif).

Pour les comparaisons de deux échantillons, nous avons utilisé le U de Mann-Whitney (échantillons non-appariés) et le test de Wilcoxon (échantillons appariés). Le test H de Kruskal-Wallis a quant à lui été appliqué pour comparer plusieurs échantillons indépendants. Le test du Chi carré, le Chi carré d'ajustement (avec correction de Yates pour les tables 2 x 2) ou encore le test exact de Fischer ont été employés pour tester respectivement l'homogénéité (ou l'indépendance) de deux ou plusieurs distributions observées, et l'indépendance d'une distribution observée par rapport à une distribution théorique (en général une distribution uniforme). Finalement, l'association entre deux échantillons a été étudiée à l'aide du test de corrélation de rang de Spearman.

Tableau 5.2. Paramètres et catégories considérées pour l'analyse des données radio-télémétriques. Les 24 variables marquées d'un astérisque (*) ont été comparées en fonction des variables 2 à 6. Les 9 paramètres restants, sans véritable valeur biologique, ont été déterminés afin de permettre certains calculs.

N°	Variables	Description et catégories considérées
1.	NOMSUIVI	Nom de l'animal et numéro du suivi
2.	AGE	Age de l'animal: jeune ou subadulte (0), adulte (1)
3.	PERIODE	Période du suivi: avril-mai (1), juin-juillet (2), août-septembre-octobre (3)
4.	CATMETEO	Conditions météorologiques: beau (1), nuageux (2), couvert ou pluie (3)
5.	CATVENT	Force du vent: vent nul (0), vent léger à fort (1)
6.	CATSOL	Etat du sol: sec (0), humide ou mouillé (1)
7.	SORTIE*	Heure d'émergence du terrier
8.	COUCHER	Heure du coucher du soleil le jour de l'émergence
9.	DIFFSC*	Différence (min) entre l'heure d'émergence et l'heure de coucher du soleil
10.	RENTREE*	Heure du retour définitif au terrier
11.	LEVER	Heure du lever du soleil le jour du retour définitif au terrier
12.	DIFFRL*	Différence (min) entre l'heure du retour et l'heure du lever du soleil
13.	DUREEMIN*	Durée de la période d'activité (min)
14.	DUREEACT*	Durée effective (min) de l'activité nocturne (sans les pauses)
15.	PAUSE*	Présence (1) ou absence (0) de pauses durant la nuit
16.	NPAUSE*	Nombre de pauses par période d'activité
17.	DURPAUSE*	Durée (min) des pauses
18.	DUREPNOC*	Durée (min) du repos nocturne
19.	NLACT	Nombre de localisations actives (sauf devant ou dans un terrier)
20.	NLACTDIF	Nbre de loc. actives spatialement différentes (sauf devant ou dans un terrier)
21.	NTOTRET*	Nombre total de retours à une parcelle déjà exploitée
22.	NRETDIFF*	Nombre total de retours à une parcelle différente déjà exploitée
23.	POURCRET*	Pourcentage de parcelles revisitées
24.	EXPLMOY*	Temps moyen (min) d'exploitation d'une parcelle
25.	EXPLSD*	Ecart-type du temps moyen d'exploitation d'une parcelle
26.	NREPOS	Nbre de phases de repos par période d'activité (y compris activité souterraine)
27.	NTOTLOC	Nombre total de localisations en surface
28.	NLOCACT	Nombre total de localisations actives en surface
29.	DISTTOT*	Distance totale (m) parcourue en une nuit
30.	DISTMOY0*	Distance moyenne (m) entre deux localisations nocturnes consécutives
31.	DISTMDY*	Distance moyenne (m) entre deux parcelles exploitées consécutivement
32.	DISTMIN*	Distance minimale (m) entre deux parcelles exploitées consécutivement
33.	DISTMAX*	Distance maximale (m) entre deux parcelles exploitées consécutivement
34.	VITMDY0*	Vitesse moyenne (m/s) de déplacement (en tenant compte des loc. inactives)
35.	VITMOY*	Vitesse moyenne (m/s) de déplacement (en excluant les loc. inactives)
36.	LOCDIF	Nombre de localisations (actives ou non) spatialement différentes
37.	MCP100*	Surface exploitée (m^2) selon la méthode du MCP 100%
38.	PMCP100*	Périmètre (m) de la surface exploitée selon la méthode du MCP 100%

5.3. RÉSULTATS

5.3.1. Animaux capturés et succès de capture

Animaux capturés et efficacité des pièges

Entre mai 1999 et juin 2003, 290 nuits de piégeage (3'463 unités-pièges, dont 46 cages) ont permis la capture de 19 blaireaux (Fig. 5.7). Il s'agit de 12 femelles et de 7 mâles répartis selon les classes d'âge suivantes: 9 adultes, 5 subadultes et 5 jeunes (Tabl. 5.3). Notons qu'une femelle adulte piégée en avril 2000 a fait l'objet d'une recapture en mai 2001. Les séances de piégeage se sont en outre soldées par la capture de 30 renards (Fig. 5.8) et d'un marcassin. Cinq renards ont été munis d'une marque auriculaire en 1999, alors que les autres individus ont tous été libérés immédiatement (3 exceptions, voir Chap. 5.2.2) sans manipulation de notre part.

Tous les animaux mentionnés ci-dessus ont été capturés au moyen de collets. En effet, les cages déposées en 1999 devant les terriers ou à proximité des latrines n'ont permis la capture d'aucun individu. Malgré l'occupation évidente des terriers, les animaux n'ont jamais prélevés les appâts qui se trouvaient dans les chatières. En raison du temps important à investir pour l'installation de ces pièges, et devant l'insuccès de cette méthode de capture en 1999 (probablement en partie aussi à cause du faible nombre de pièges de ce type à disposition: 4 cages), priorité a été donnée de 2000 à 2003 à l'emploi des collets, beaucoup plus maniables, efficaces et discrets.

Succès de capture

Le succès de capture obtenu pour le piégeage des blaireaux correspond à 173 unités-piéges/prise, contre 115 unités-piéges/prise pour celui des renards (en soulignant qu'il s'agissait là d'un piégeage non ciblé). Même si parfois un collet placé sur une piste bien fréquentée permet de capturer un animal lors de la première nuit de piégeage (cas de M14, M33 et F36), il convient de relever que les blaireaux ne sont pas des animaux faciles à capturer. Ceci relève aussi bien de la difficulté de poser des pièges (par ex. sol meuble empêchant l'ancrage des pièges), de la « topographie » peu favorable autour de plusieurs terriers (pente raide et/ou végétation trop dense pouvant occasionner des blessures à l'animal, peu de coulées marquées) que du comportement des animaux. En effet, outre le fait qu'il soit possible que certains individus flairent le danger, et évitent le piège ou rebroussent chemin, il semblerait que ces mustélidés alternent fréquemment leurs itinéraires à la sortie du terrier. Il faut parfois attendre 3 à 5 nuits jusqu'à ce qu'un individu emprunte la coulée piégée. De plus, même si celle-ci est utilisée, les collets sont souvent simplement déplacés (animal empruntant la piste à vive allure, en position légèrement décalée par rapport au piège) ou étirés (par une patte de l'animal ou en raison du passage préalable d'un chevreuil ou d'un renard). Ainsi, entre le 12 avril et le 17 août 2001, 180 unités-piéges placées au terrier de « Forel II » n'ont permis la capture d'aucun blaireau (les collets ont cependant été déplacés ou étirés à 15 reprises). Et pourtant, il s'agissait là d'un terrier très bien fréquenté par l'espèce.

Figure 5.7. Jeune femelle (Sassie, F36) capturée au moyen d'un collet.

Figure 5.8. Renard mâle capturé – involontairement - au moyen d'un collet.

Tableau 5.3. Liste des blaireaux capturés ou recapturés dans le terrain d'étude entre mai 1999 et juin 2003. Les animaux sont classés dans l'ordre chronologique de leur capture. P = printemps, E = été, M = mâle, F = femelle, j = jeune (0 à 1 an), s = subadulte (1 à 2 ans), a = adulte (2 ans et plus).

Date	Saison	Individu	Nom	Âge	Poids (kg)	Terrier
30.06.1999	E	F17[2]	–	s	11.050	14. Montet
24.07.1999	E	F36[1]	Sassie	j	8.000	6. Forel I
24.07.1999	E	F37[1]	Cicatrice	a	12.400	6. Forel I
24.07.1999	E	M31[1]	Mangu	s	9.450	5. Chevroux II
03.04.2000	P	M33[2]	–	s	10.700	7. Forel II
09.04.2000	P	F19[2]	Rosie	a	13.175	5. Chevroux II
30.04.2000	P	F20[2]	Gwendoline I	a	12.700	8. Morens
04.05.2000	P	F21[2]	Lili	s	9.400	5. Chevroux II
08.08.2000	E	F25[2]	–	a	12.400	6. Forel I
08.08.2000	E	F31[2]	*Sarah*	j	10.400	7. Forel II
28.04.2001	P	F22[3]	Nora	a	12.200	8. Morens
11.05.2001	P	F23[2]	–	j	5.600	5. Chevroux II
19.05.2001	P	F20[2]	Gwendoline II[4]	a	11.800	11. Cugy I
19.05.2001	P	M13[2]	–	j	2.700	12. Cugy II
03.06.2001	E	M14[2]	Félix	s	12.400	11. Cugy I
12.08.2001	E	F45[2]	Cléo	j	9.350	1. Rueyres
29.03.2002	P	F46[3]	Mira	a	13.200	11. Cugy I
07.06.2002	E	M15[3]	Gigio	a	12.900	7. Forel II
10.08.2002	E	M16[3]	Balou	a	12.750	10. Payerne
16.06.2003	E	M17[3]	Rirou	a	11.350	5. Chevroux II

[1]deux marques auriculaires, [2]une marque auriculaire, [3]pas de marque auriculaire, [4]animal recapturé

L'étude de la répartition mensuelle (de mars à août uniquement) du succès de capture des blaireaux et de renards fournit quelques indications intéressantes sur la période la plus favorable pour le piégeage, et indirectement sur l'intensité de l'activité de ces deux espèces aux alentours de leurs terriers (Tabl. 5.4). On constate que les mustélidés se laissent moins « facilement » piéger en juin-juillet (χ^2 d'ajustement à une distribution uniforme, d.l. = 5, $\chi^2 = 62.87$, $p < 0.001$), d'autant que la différence serait encore plus marquée si l'on tenait compte du fait que les blaireaux capturés lors de cette période l'ont été en tout début (juin) et respectivement en fin de mois (juillet). À l'inverse, les canidés ont surtout été capturés en juin-juillet. Le succès de capture varie ici aussi significativement en fonction des mois (χ^2 d'ajustement à une distribution uniforme, d.l. = 5, $\chi^2 = 109.81$, $p < 0.001$).

Tableau 5.4. Répartition mensuelle des captures de blaireaux et de renards dans le terrain d'étude entre mai 1999 et juin 2003. N = nombre d'animaux capturés, SC = succès de capture exprimé en unités-piéges/prise.

	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre	Total
Unités-pièges	149	624	726	849	647	371	97	3463
Blaireaux N	1	4	4	3	3	4	0	20
Blaireaux SC	*149*	*156*	*182*	*212*	*216*	*93*	–	*173*
Renards N	3	4	6	10	5	2	0	30
Renards SC	*50*	*156*	*121*	*85*	*129*	*186*	–	*115*

Considérant les données à l'échelle annuelle (Tabl. 5.5), on constate une très nette baisse du succès de capture pour les blaireaux, celui-ci passant de 97 unités-pièges/prise en 1999-2000 (données annuelles non disponibles) à 892 unités-pièges/prise en 2003. Cette différence est statistiquement significative (χ^2 d'ajustement à une distribution uniforme, d.l. = 3, $\chi^2 = 3031.10$, $p < 0.001$). Bien que beaucoup plus stable, le succès de capture des renards a aussi varié tout au long de la période d'étude (χ^2 d'ajustement à une distribution uniforme, d.l. = 3, $\chi^2 = 41.54$, $p < 0.001$).

Tableau 5.5. Répartition annuelle des captures de blaireaux et de renards dans le terrain d'étude entre mai 1999 et juin 2003. N = nombre d'animaux capturés, SC = succès de capture exprimé en unités-piéges/prise.

	1999-2000[1]	2001	2002	2003[2]	Total
Unités-pièges	969	947	657	892	3463
Blaireaux N	10	6	3	1	20
Blaireaux SC	*97*	*158*	*218*	*892*	*173*
Renards N	10	8	7	5	30
Renards SC	*97*	*118*	*95*	*179*	*115*

[1]la saison de piégeage n'a débuté qu'à mi-mai en 1999; le fichier informatique contenant les données annuelles a malencontreusement été effacé, [2]la saison de piégeage s'est terminée à fin juin déjà

5.3.2. Suivi des animaux et efficacité des colliers-émetteurs

Nombre d'animaux suivis et types de problèmes rencontrés

A l'exception de 2 jeunes âgés de 3 à 4 mois (M23, F13), tous les blaireaux capturés ont été équipés d'un collier-émetteur (n = 17/18). La durée de suivi des animaux s'est avérée beaucoup plus courte que nous l'escomptions (Tabl. 5.6). L'essentiel des données récoltées provient du suivi de 4 blairelles adultes, de 2 blaireaux subadultes (1 mâle et 1 femelle) ainsi que 2 jeunes femelles. Pour la commodité et les besoins de nos analyses, la femelle recapturée en 2001 (voir Chap. 5.3.1) et évoluant alors dans un autre domaine social que celui d'origine, sera désormais considérée comme 2 individus différents (Gwendoline I et II, respectivement; F20). À une exception près (Sassie, F36), ces 9 individus ont pu être localisés et suivis pour des périodes de 1½ à 4½ mois entre début avril et fin octobre. L'arrêt du suivi de ces animaux résulte de multiples raisons: 3 animaux ont été tués sur la route, 2 blaireaux ont perdu leur collier (lanière cassée, collier extensible), 1 émetteur a cessé de fonctionner (affaiblissement progressif du signal) et finalement le signal de 3 individus n'a plus pu être perçu du jour au lendemain. Aucun suivi n'a pu être effectué avec les 9 autres blaireaux équipés d'un collier-émetteur. Les raisons sont fournies dans le tableau 5.6.

Efficacité des colliers-émetteurs

De tous les colliers, le modèle HLPB-2140-LDAM fabriqué par Wildlife Materials (USA) s'est avéré être le plus adapté pour notre terrain d'étude quant à la portée et à la puissance du signal. Malheureusement, il semblerait que l'antenne de ces colliers ait été systématiquement arrachée après un mois environ, réduisant ainsi l'intensité et la portée du signal de moitié. De plus, après 3 à 4 mois (pour les quelques individus suivis jusque là), le signal subissait cette fois-ci une réduction drastique telle qu'il fallait se situer à 30 ou 40 mètres de l'animal pour percevoir le très faible signal émis. Le problème rencontré provenait probablement d'un dysfonctionnement du circuit électronique, ne permettant pas au signal d'atteindre son intensité maximale. Il est possible que de l'eau, ayant pénétrée au niveau du point d'insertion de l'antenne (cassée), soit à l'origine du problème constaté.

Les 2 colliers-émetteurs extensibles confectionnés par AVM Instrument (USA) ont été commandés dans le but de les poser sur de jeunes blaireaux (âgés de 5 à 14 mois). Malheureusement, même si ces colliers se sont montrés efficaces pour l'étude du comportement des renardeaux (Meia 1994; S. Meier, comm. pers.), il s'est avéré qu'ils ne sont pas adaptés à l'anatomie particulière de l'avant-train des blaireaux. Même modifiés, ces colliers ne tiennent pas plus de deux mois en moyenne (Sell 1998). Devant l'insuccès de cette méthode, nous avons tenté de poser des colliers d'adultes sur des jeunes animaux âgés de 5 à 6 mois. Nous nous sommes basés sur la circonférence moyenne du cou des blaireaux adultes pour déterminer la longueur du collier. Cette méthode a bien fonctionné pour une jeune femelle qui avait pratiquement atteint la taille adulte (Cléo, F45); en revanche, une autre femelle encore trop petite a perdu son collier après quelques jours seulement (Sassie, F36).

Tableau 5.6. Type de collier, fréquence (MHz), période de suivi et types de problèmes rencontrés avec les différents blaireaux équipés d'un collier-émetteur entre juillet 1999 et juin 2003 dans le terrain d'étude. Les animaux sont classés dans l'ordre chronologique de leur capture. M = mâle, F = femelle, AVM = « Advanced Telemetry System », B = « Biotrack », WM = « Wildlife Materials ». Les chiffres romains I et II font référence aux différents types de modèles qui sont décrits dans le Tableau 5.1.

Individu	Collier	Fréquence	Période de suivi[1]	Problèmes / Arrêt du suivi / Remarque(s)
–, F17	B I	148.126	30.06-01.07.1999	Perte du collier après 1 jour: il était sans doute posé de façon trop lâche; collier irrécupérable
Sassie, F36	AVM	148.678	30.07-01.08.1999	Perte du collier extensible après 2 jours; posé sur une jeune femelle de 6 mois; collier récupéré
Cicatrice, F37	WM II	148.052	29.07-26.08.1999	Dysfonctionnement puis arrêt de l'émetteur
Mangu, M31	AVM	148.740	24.07-27.07.1999	L'animal disparaît après 3 jours: impossible de le retrouver malgré nos intenses recherches à une large échelle
–, M33	WM I	148.070	03.04-08.04.2000	Animal écrasé après 5 jours; collier récupéré en état de marche
Rosie, F19	B II	148.070	09.04.2000-03.06.2001	Signal trop faible pour suivre l'animal; seuls des pointages ponctuels au terrier furent possibles
Gwendoline, F20	WM I	148.328	30.04-19.08.2000	Réduction drastique du signal après 3½ mois
Lili, F21	WM I	148.308	04.05-14.06.2000	Femelle erratique dont le signal a été perdu après 1½ mois de suivi; écrasée dans la nuit du 21 au 22.07.2000; collier fonctionne, antenne présente
–, F25	WM I	148.321	08.08-11.08.2000	Animal retrouvé mort devant le terrier après 3 jours: il est possible qu'il n'ait pas supporté l'anesthésie; collier récupéré en état de marche
Sarah, F31	WM I	148.348	08.08-12.08.2000	Perte d'un collier d'adulte (après 4 jours) posé sur cette jeune femelle de 6 mois
Nora, F22	WM I	148.502	28.04-23.06.2001	Animal écrasé après 2 mois; collier endommagé, antenne arrachée
Gwendoline, F20[2]	WM I	148.402	19.05-30.06.2001	Réduction drastique du signal après 1½ mois
Félix, M14	WM I	148.450	03.06-21.07.2002	Perte du collier (lanière cassée) après 1½ mois; collier récupéré, mais antenne arrachée
Cléo, F45	WM I	148.674	12.08-03.11.2002	Réduction drastique du signal après 2½ mois; collier retrouvé un an plus tard (lanière coupée)
Mira, F46	WM I	148.576	29.03-06.08.2002	Animal écrasé après 4½ mois; collier cassé, antenne arrachée
Gigio, M15	WM I	148.757	07.06.2002	animal décédé suite à l'anesthésie
Balou, M16	WM I	148.348	10.08-18.08.2002	problèmes d'émission après 2 jours déjà, puis arrêt du signal
Rirou, M17	–	–	16.06.2003	animal décédé suite à l'anesthésie

[1]dates de la première et de la dernière localisation; d'éventuelles recherches se sont parfois prolongées jusqu'à 2 mois après la réception du dernier signal, [2]recapture

Les essais tentés avec 2 colliers Biotrack (GB) ne se sont pas avérés très fructueux, puisque le modèle avec antenne externe a été perdu à l'intérieur du terrier, et l'autre (avec antenne interne) fournissait un signal beaucoup trop faible. Un test réalisé avec l'ensemble des colliers placés au même endroit nous a toutefois permis de constater que le modèle avec antenne externe n'était de loin pas aussi performant que son homologue fabriqué par Wildlife Materials quant à la portée et à l'intensité du signal.

5.3.3. Activité

Les rythmes d'activité des blaireaux dans la Broye ont été déterminés à partir de 568 pointages quotidiens et de 987 localisations réalisées dans le cadre de 31 suivis en continu ou lors d'éventuels pointages nocturnes. Pour l'étude de l'activité diurne, 67 localisations quotidiennes réalisées durant les phases d'erratisme de 3 femelles n'ont pas été considérées afin de ne pas biaiser les résultats. Ces animaux ont en effet principalement utilisé des gîtes en surface pour le repos diurne (voir Chap. 5.3.6) et présenté, pour deux d'entre eux (Gwendoline E, F20; Lili, F21), des phases d'activité « station-naire » (dans un rayon estimé à ± 20 m) en surface durant la journée. Étant donné que ce comportement inhabituel aurait pu influer sur leur patron d'activité nocturne (répartition du budget énergétique circadien), les 4 nuits de suivi réalisées avec ces animaux ont également été exclues de nos analyses. L'unique nuit de suivi réalisée lors de la phase d'erratisme de la femelle Mira a en revanche été considérée, car les heures de début et de fin de la période d'activité, le profil d'activité nocturne, ainsi que les milieux fréquentés se conformaient en tout point à ce qui avait été observé lors de l'utilisation de son domaine vital initial.

Rythme circadien d'activité

D'avril à octobre, durant la journée (entre 06h00 et 19h00), les blaireaux se reposaient dans 66.0% des cas (n = 308), et étaient actifs lors des 34.0% de localisations restantes (n = 159). La tendance était inversée la nuit, puisqu'entre 19h00 et 06h00, les animaux s'activaient dans 80.6% des pointages (n = 878), et ne consacraient que 19.4% de leur temps au repos (n = 211). En ne considérant que les pointages réalisés lors des périodes d'activité, le pourcentage d'activité s'élevait à 92.1% (n = 661), si bien que les blaireaux ne se reposaient que lors de 7.9% des localisations (n = 57).

La figure 5.9 présente l'évolution circadienne du pourcentage d'activité des blaireaux selon des classes d'une heure et pour lesquelles en moyenne 65 ± 37 localisations (min = 22, max = 126) ont été effectuées. Les proportions entre activité et repos varient de manière significative au fil des heures (χ^2 d'homogénéité, d.l. = 23, χ^2 = 425.2, $p < 0.001$). D'autres informations dignes d'intérêt peuvent y être lues. Le pourcentage minimal d'activité (8.7%) est enregistré entre 13h00 et 14h00. Le maximum d'activité (93.9% de localisations actives) est quant à lui atteint entre 21h00 et 22h00. Même si le pourcentage d'activité est très élevé (autour des 90%) entre 21h00 et 04h00 du matin, on observe toutefois une légère dépression entre 01h00 et 02h00. Par ailleurs, durant l'après-midi, les animaux ont présenté des pics d'activité

toutes les 2 heures (de 12h00 à 13h00, de 14h00 à 15h00 et de 16h00 à 17h00, respectivement).

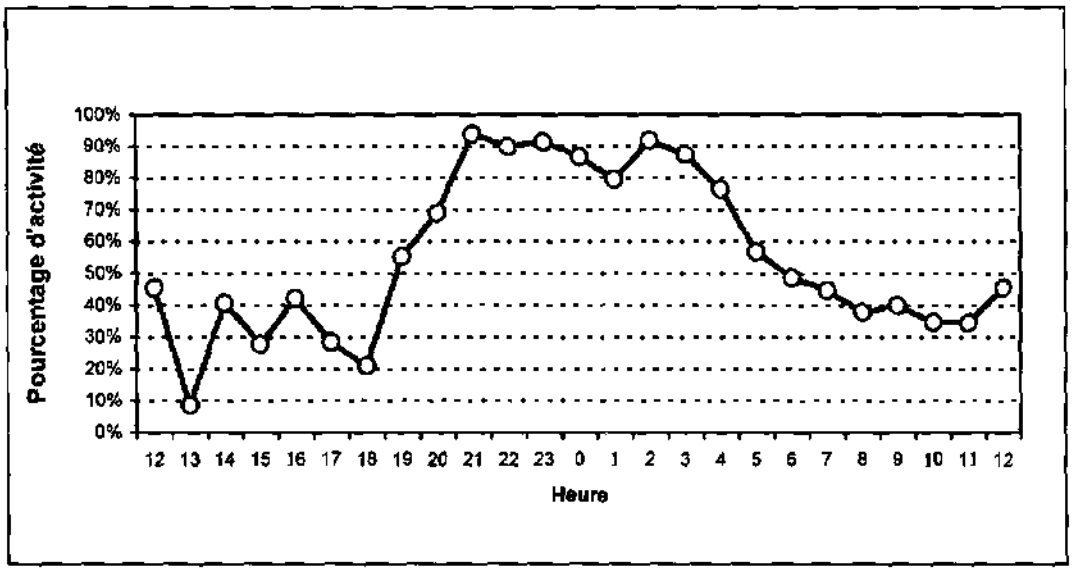


Figure 5.9. Évolution circadienne (heure solaire) du pourcentage d'activité des blaireaux suivis par radio-pistage (1555 localisations réalisées entre le 29 mars et le 3 novembre).

Types d'activité

Les valeurs fournies ci-dessus ne considèrent pas le type d'activité manifesté par les blaireaux, raison pour laquelle les analyses ont été répétées avec le même jeu de données, en tenant compte cette fois-ci de la localisation de l'animal (en surface ou sous terre).

Comme on pouvait s'y attendre, durant la nuit (de 19h00 et 06h00), les animaux étaient principalement actifs en surface (60.5% des localisations), contre 20.2% d'activité souterraine. Le repos intervenait environ à part égale dans un terrier (11.8%) ou en surface (7.5%). En ne considérant le comportement des animaux que lors des périodes d'activité, nous avons remarqué que le repos au terrier n'intervenait que dans 0.1% des cas, contre 7.8% pour le repos en surface. L'activité au terrier (2.4% des localisations) était quant à elle minime comparée aux 89.7% du temps passé à exploiter les surfaces du domaine vital. Durant la journée (entre 06h00 et 19h00), les blaireaux se reposaient dans 52.2% des cas dans un terrier, contre 13.7% du temps en surface. L'activité diurne était elle aussi plus souvent enregistrée dans des gîtes souterrains (26.8% des localisations) qu'en surface (7.3%).

La figure 5.10 présente des données détaillées sur l'évolution circadienne (heure par heure) du pourcentage des différents types d'activité des blaireaux. Les proportions horaires observées varient de manière hautement significative (χ^2 d'homogénéité, d.l. = 69, $\chi^2 = 924.0$, $p < 0.001$).

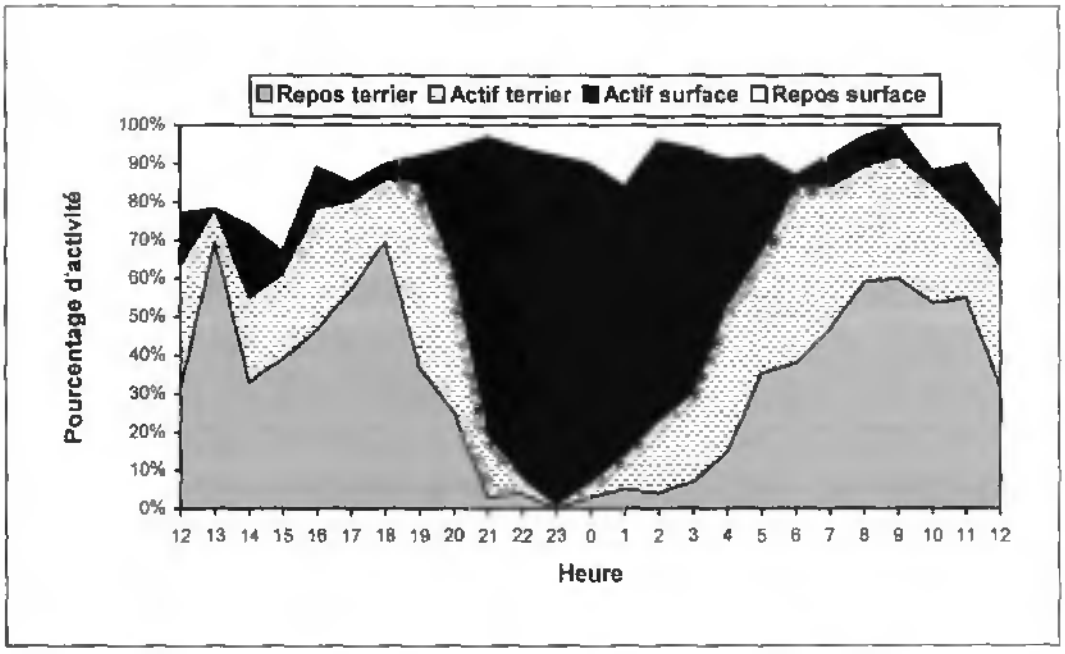


Figure 5.10. Évolution circadienne du pourcentage des quatre types principaux d'activité des blaireaux suivis par radio-pistage dans la Broye (1'555 localisations réalisées entre le 29 mars et le 3 novembre).

Heures de sortie et coucher du soleil

Entre début avril et fin octobre, les blaireaux ont quitté leur terrier ou commencé leur période d'activité (PA) en moyenne à 20h50 ± 45 minutes (n = 28). Les sorties les plus rapides ont eu lieu à 19h15, les plus tardives à 23h00. Le début de la PA était toutefois variable suivant les périodes de suivi (Kruskal-Wallis, d.l. = 2, $\chi^2 = 9.3$, $p < 0.01$). Les blaireaux sont effet sortis à 21h05 ± 44 minutes en avril-mai (n = 12, min = 20h15, max = 23h00), à 21h09 ± 47 minutes en juin-juillet (n = 10, min = 20h00, max = 23h00), et à 20h00 ± 34 minutes entre août et octobre (n = 6, min = 19h15, max = 21h00). En comparant les saisons deux à deux, on ne constate aucune différence significative entre le printemps et l'été (Mann-Whitney, U = 55.5, p = 0.77). En revanche les blaireaux sortent significativement plus tôt en automne qu'au printemps (U = 6.0, $p < 0.01$) ou en été (U = 6.0, $p < 0.01$). Pour être complet, mentionnons qu'avant d'entamer leurs pérégrinations nocturnes, les blaireaux s'activaient généralement pendant 15 à 60 minutes dans/sur leur lieu de repos diurne.

Sur l'ensemble de la période de suivi, les animaux ont quitté leur lieu de repos diurne en moyenne 54 minutes ± 49 minutes (n = 28) après le coucher du soleil. Les sorties le plus précoces ont eu lieu 31 minutes avant la tombée de la nuit, les plus tardives 3 heures et 55 minutes après celle-ci. Dans l'ensemble, 92.9% des périodes d'activité ont débuté après le crépuscule. Considérant les données à l'échelle saisonnière, le décalage entre l'heure de sortie et celle du coucher du soleil s'élevait à +74 ± 58 minutes au

printemps (n = 12, min = +28 min., max = +235 min.), à +37 ± 28 minutes en été (n = 10, min = –31 min., max = +77 min.) et à +42 ± 47 minutes en automne (n = 6, min = –22 min., max = +113 min.). Aucune différence significative n'a été trouvée en comparant les 3 périodes entre elles (Kruskal-Wallis, d.l. = 2, χ^2 = 3.4, p = 0.19). Des tests basés sur des paires de saisons révèlent toutefois que la différence entre le printemps et l'été n'est pas loin d'être significative (Mann-Whitney, U = 32.0, p = 0.07), alors que les patrons observés en été et en automne sont fortement similaires (U = 29.0, p = 0.96).

A ces valeurs récoltées sur des animaux équipés de colliers-émetteurs, ont peut rajouter quelques données effectuées dans le cadre des observations crépusculaires. En effet, la trentraine d'affûts fructueux, réalisés en avril-mai pour déterminer la présence et le nombre de jeunes, nous a permis de constater que la plupart des jeunes sortaient du terrier entre 19h00 et 20h00 dans la deuxième quinzaine d'avril, et de 19h30 à 20h30 entre début et mi-mai. Ils restaient ainsi une demi-heure à explorer maladroitement les environs du terrier, avant que leur mère ne les rejoignent (entre 19h30 et 21h00) pour les lécher et les épouiller, puis finalement quitter les abords du terrier. La plupart des adultes sans jeunes observés durant cette période émergeaient quant à eux entre 19h50 et 21h00. Il est toutefois important de mentionner que les affûts « infructueux » n'étaient que rarement poursuivis au-delà de 21h15 (c'est-à-dire 22h15 en heure d'été), si bien que ces données ne tiennent pas compte des éventuelles sorties plus tardives, telles qu'elles ont été observées sur les animaux suivis par radio-pistage.

Heures de rentrée et lever du soleil

Entre début avril et fin octobre, les blaireaux ont regagné leur terrier ou cessé leur période d'activité (PA) en moyenne à 3h32 (n = 27, s = 89 minutes). Les rentrées les plus rapides ont eu lieu à 00h15, les plus tardives à 06h00. L'arrêt de la PA était toutefois variable suivant les périodes de suivi (Kruskal-Wallis, d.l. = 2, χ^2 = 8.0, p < 0.05). Les blaireaux sont effet rentrés à 02h32 ± 87 minutes en avril-mai (n =11, min = 00h15, max = 04h30), à 04h13 ± 59 minutes en juin-juillet (n = 10, min = 02h15, max = 06h00), et à 04h15 ± 80 minutes entre août et octobre (n = 6, min = 03h00, max = 05h45). En comparant les saisons deux à deux, on ne constate aucune différence significative entre le printemps et l'été (Mann-Whitney, U = 29.0, p = 0.96), en revanche les blaireaux rentrent significativement plus tôt au printemps qu'en été (U = 17.0, p < 0.01). La différence entre le printemps et l'automne n'est quant à elle tout juste pas significative (U = 14.0, p = 0.06).

D'avril à octobre, les animaux ont regagné leur lieu de repos diurne en moyenne 95 minutes (n = 27, s = 100 minutes) avant le lever du soleil. Les rentrées les plus précoces ont eu lieu 5 heures et 32 minutes avant le lever du jour, les plus tardives 82 minutes après celui-ci. Dans l'ensemble, 88.9% des périodes d'activité ont cessé avant l'aube. Considérant les données à l'échelle saisonnière, le décalage entre l'heure de rentrée et celle du lever du soleil s'élevait à –153 ± 102 minutes au printemps (n = 11, min = –332 min., max = –23 min.), à –32 ± 57 minutes en été (n = 10,

min = –142 min., max = +82 min.) et à –93 ± 96 minutes en automne (n = 6, min = –227 min., max = +29 min.). Une différence significative a été trouvée en comparant les 3 périodes entre elles (Kruskal-Wallis, d.l. = 2, $\chi^2 = 8.7$, $p < 0.05$). Des tests basés sur des paires de saisons révèlent toutefois que s'il est vrai que les rentrées interviennent significativement plus rapidement au printemps qu'en été (Mann-Whitney, U = 12.5, $p < 0.01$), il n'en va pas de même pour les autres paires de saisons (printemps vs automne: U = 20.0, p = 0.22; été vs automne: U = 21.0, p = 0.37).

Durée des périodes d'activité (PA)

Sur l'ensemble de la période de suivi, la durée moyenne des PA s'est élevée à 6.73 ± 1.77 heures (n = 27). La sortie la plus courte a duré 2.5 heures, la plus longue 9.75 heures. Des variations saisonnières ont toutefois été observées (Kruskal-Wallis, d.l. = 2, $\chi^2 = 14.5$, p = 0.001). Les PA ont en effet duré 5.36 ± 1.71 heures en avril-mai (n = 11, min = 2.50 h, max = 7.50 h), 7.33 ± 1.00 heures en juin-juillet (n = 10, min = 5.00 h, max = 8.50 h), et 8.28 ± 0.97 heures entre août et octobre (n = 6, min = 7.25 h, max = 9.75 h). Une comparaison statistique des saisons deux par deux révèle que la durée des sorties est significativement plus courte au printemps qu'en été (Mann-Whitney, U = 14.0, $p < 0.01$) et qu'en automne (U = 2.0, p = 0.001). La différence observée entre l'été et l'automne n'est quant à elle tout juste pas significative (U = 13.5, p = 0.07). Signalons qu'aucune corrélation significative n'a été trouvée entre la durée des PA et la durée de la nuit, que cela soit sur l'ensemble de la période de suivi ou lors de chaque saison (corrélation de Spearman, $p > 0.05$).

Pauses nocturnes

Dans la Broye, les blaireaux n'ont pas toujours été actifs tout au long de la PA. En effet, sur l'ensemble de la période de suivi, des pauses ont été enregistrées lors de 63.0% des suivis nocturnes (n = 27). Les pourcentages saisonniers s'élèvent à 54.5% pour le printemps (n = 11), à 60.0% pour l'été (n = 10) et à 83.3% pour l'automne (n = 6). La figure 5.11 illustre la distribution des 56 localisations (ou phases de 15 minutes) nocturnes inactives au fil des heures. En concordance avec ce qui avait été observé sur la courbe d'activité nocturne des blaireaux (Fig. 5.9), on constate la présence d'un pic bien marqué entre 01h00 et 02h00 du matin. De manière générale, le nombre de pauses observées augmente progressivement entre 20h00 et 01h00, puis chute rapidement dès 02h00 du matin.

Sur l'ensemble des suivis nocturnes considérés (n = 27), les blaireaux ont effectué en moyenne 1.15 ± 1.13 pauses par PA (min = 0, max = 4). Une augmentation progressive du nombre moyen de pauses par nuit a été observé au fil des saisons. Ainsi, les blaireaux ont effectué 0.73 ± 1.10 pauses par PA en avril-mai (n = 11, min = 0, max = 3), 1.00 ± 0.94 pauses en juin-juillet (n = 10, min = 0, max = 3), et finalement 2.00 ± 1.26 pauses d'août à octobre (n = 6, min = 0, max = 4). Les différences observées ne sont cependant pas significatives (Kruskal-Wallis, d.l. = 2, $\chi^2 = 4.2$, p = 0.13). Une comparaison statistique entre l'été et l'automne signale en

revanche une forte tendance à l'augmentation du nombre de pauses pendant la période automnale (Mann-Whitney, U = 14.5, p = 0.09).

La durée moyenne des pauses s'est élevée à 27 ± 20 minutes (min = 15 min., max = 120 min.) et s'est avérée très stable à l'échelle inter-saisonnière (Kruskal-Wallis, d.l. = 2, χ^2 = 0.4, p = 0.82). Elle équivalait ainsi à 25 ± 11 minutes en avril-mai (n = 9, min = 15 min., max = 45 min.), à 23 ± 11 minutes en juin-juillet (n = 10, min = 15 min., max = 45 min.), et finalement à 33 ± 30 minutes d'août à octobre (n = 12, min = 15 min., max = 120 min.).

La durée totale consacrée au repos nocturne, en moyenne 31 ± 38 minutes par nuit (min = 0 min., max = 165 min.), n'a non plus pas varié de manière significative au fil des saisons (Kruskal-Wallis, d.l. = 2, χ^2 = 4.1, p = 0.13). En observant les données de manière détaillée, on constate effet que les blaireaux consacrent en moyenne le même temps au repos nocturne au printemps (20 ± 27 minutes, n = 11, min = 0 min., max = 60 min.) qu'en été (23 ± 26 minutes, n = 10, min = 0 min., max = 75 min.). Aucune différence significative n'a d'ailleurs été trouvée (Mann-Whitney, U = 47.0, p = 0.60). En automne toutefois, les blaireaux consacrent presque trois fois plus de temps au repos nocturne (65 ± 54 minutes, min = 0 min., max = 165 min.), et il est probable que la faible taille de notre échantillon (n = 6) soit à l'origine des différences non significatives obtenues lors des comparaisons des valeurs de cette saison avec le printemps (Mann-Whitney, U = 15.5, p = 0.08) et l'été (U = 15.0, p = 0.12), respectivement.

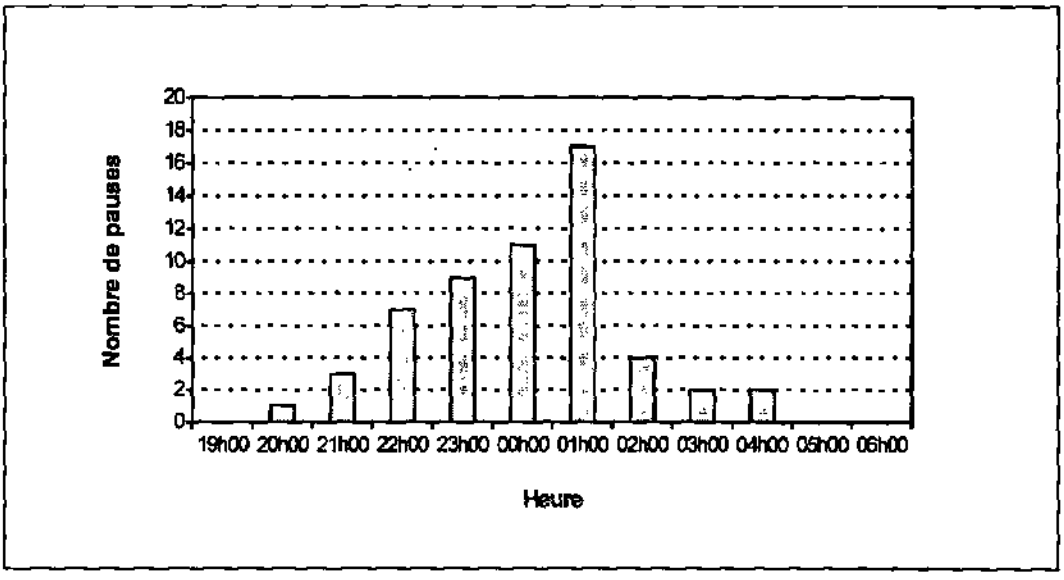


Figure 5.11. Distribution des 56 phases nocturnes de 15 minutes pendant lesquelles les blaireaux suivis par radio-pistage entre juillet 1999 et juillet 2002 ont été inactifs.

Tableau 5.7. Distribution des pauses nocturnes (cellules grisées) des blaireaux suivis par radio-pistage entre juillet 1999 et juillet 2002. Chaque colonne représente une nuit de suivi et le même individu. L'horaire de la pause (en heure solaire) est indiqué à gauche de chaque rangée. Les différents milieux utilisés pour le repos nocturne sont également signalés dans les cellules concernées : B = buissons, Bl = blé, C = colza, F = forêt, L = lisière, M = maïs, P = pré, Pt = pommes de terre, T = terre nue. Les « x » et « O » soulignent que l'animal a été actif dans la parcelle de repos avant et/ou après celui-ci.

Jour	04	11	25	10	12	12	15	16	23	25	27	14	15	15	16	18	23	29	08	29	29	4	15	15	18	09	11
Mois	04	04	04	05	05	05	05	05	05	05	05	06	06	06	06	06	06	06	07	07	07	08	08	08	08	09	10
19.45-20.00																											
20.00-20.15																											x
20.15-20.30																											M
20.30-20.45																											O
20.45-21.00																								x			O
21.00-21.15																								P			O
21.15-21.30																											
21.30-21.45			H																								x
21.45-22.00			O																								M
22.00-22.15																							M				O
22.15-22.30					C															x			M				
22.30-22.45																				Bl							M
22.45-23.00									Bl											Bl							
23.00-23.15									⊗											⊗							
23.15-23.30									Bl	Bl										Bl						x	
23.30-23.45										Bl										Bl		F				M	
23.45-00.00										O										Bl				x		M	
00.00-00.15																								x		M	x
00.15-00.30													x											M			T
00.30-00.45							L						x											M		M	T
00.45-01.00							L				C		x			L										O	T
01.00-01.15									x		C		x									L					T
01.15-01.30									Bl				x									L	x				T
01.30-01.45					C				Bl				B				Bl					L	Pt				T
01.45-02.00					C					x			O					Bl				O	Pt				T
02.00-02.15					C					x			O					O									T
02.15-02.30										Bl			O					O									
02.30-02.45										Bl			O														
02.45-03.00																			x								
03.00-03.15																	x		x								
03.15-03.30																	Bl		Bl								
03.30-03.45																											
03.45-04.00																											
04.00-04.15																	Bl										
04.15-04.30																	Bl										
04.30-04.45																	O										
04.45-05.00																											

Le tableau 5.7 (p. 181) présente de manière détaillée l'ensemble des 31 pauses enregistrées au cours des 27 suivis considérés, ainsi que les milieux choisis par les blaireaux pour le repos nocturne. Une analyse de ces données révèle que les pauses (n = 31) interviennent dans 35.5% des cas dans une parcelle qui avait été exploitée activement durant au moins les 15 minutes précédentes. Dans 19.3% des cas, les parcelles utilisées pour le repos ont ensuite été utilisées activement pendant au moins 15 minutes. À 7 occasions (22.6%), les blaireaux ont été actifs dans la parcelle de repos à la fois avant et après celui-ci. L'exemple le plus manifeste est celui de la femelle Nora (F22) qui est restée pendant 2h30 dans la même parcelle (2h15 d'activité et 0h15 de repos) dans la nuit du 14 au 15 juin 2001. Finalement, dans les 22.6% restants des cas, les animaux ont choisi une parcelle dédiée uniquement au repos, parmi lesquels une seule localisation dans un terrier (3.2% des pauses).

Durée effective de l'activité nocturne (DEA)

Considérant la présence de phases de repos durant la PA, nous avons voulu conclure l'analyse des rythmes d'activité des blaireaux en caractérisant la durée effective d'activité (DEA) de ces mustélidés au cours de la nuit. La DEA correspond à la durée de PA moins la durée éventuelle dévolue au repos nocturne. D'avril à octobre, la DEA moyenne s'est élevée à 6.22 ± 1.66 heures (n = 27, min = 2.50 h, max = 8.75 h). Des variations saisonnières ont toutefois pu être observées (Kruskal-Wallis, d.l. = 2, χ^2 = 10.1, $p < 0.01$). Les blaireaux ont en effet été actifs pendant 5.02 ± 1.55 heures en avril-mai (n = 11, min = 2.50 h, max = 7.25 h), 6.95 ± 1.05 heures en juin-juillet (n = 10, min = 4.50 h, max = 7.75 h), et 7.19 ± 1.48 heures entre août et octobre (n = 6, min = 4.50 h, max = 8.75 h). Une comparaison statistique des saisons deux par deux révèle que la DEA est significativement plus courte au printemps qu'en été (Mann-Whitney, U = 16.0, $p < 0.01$) et qu'en automne (U = 9.0, $p < 0.05$). La différence observée entre l'été et l'automne n'est quant à elle pas significative (U = 22.0, p = 0.43). Signalons qu'aucune corrélation significative n'a été trouvée entre la DEA et la durée de la nuit, que cela soit sur l'ensemble de la période de suivi ou lors de chaque saison (corrélation de Spearman, $p > 0.05$).

5.3.4. Grandeur et caractéristiques des domaines vitaux

Surfaces des domaines vitaux et des aires nodales individuels

Le tableau 5.8 présente la taille des domaines vitaux des blaireaux suivis par radio-pistage, les calculs ayant été effectués selon 3 méthodes: MCP 100%, MCP 95%, et HMT 95%. Les aires nodales ont quant à elles été déterminées avec l'HMT 50%. Les figures 5.13 à 5.16 représentent les domaines vitaux et les aires nodales de quelques individus générés à l'aide de ces diverses techniques. Concernant la méthode du MCP 100%, une analyse de l'évolution de la taille des domaines vitaux en fonction du nombre de localisations spatialement différentes (animal actif ou inactif) révèle que trois domaines vitaux atteignent déjà une asymptote après 16 (Cicatrice, F37; Fig. 5.12A), 18 (Lili, F21) ou 20 pointages (Gwendoline I, F20), respectivement. Les

autres domaines vitaux n'ont jamais atteint de palier (exemple de Mira, F46 ; Fig. 5.12B). La taille des domaines vitaux n'est pas significativement corrélée avec le nombre de localisations (MCP 100%: $r_s = 0.18$, $p = 0.63$; MCP 95%: $r_s = -0.13$, $p = 0.73$; HMT 95%: $r_s = -0.28$, $p = 0.46$; HMT 50%: $r_s = 0.05$, $p = 0.90$). Malgré la différence importante quant à la durée (de 1 semaine à 4 mois et demi) et à la période de suivi (certains animaux n'ont pu être suivis qu'au printemps, d'autres uniquement en automne), la grandeur des domaines vitaux s'est avérée étonnamment similaire d'un individu à l'autre. Elle correspondait en moyenne à 114.8 ± 36.4 ha (MCP 100%) pour les blaireaux ayant fait l'objet d'au moins 3 suivis nocturnes (n = 7). Le seul animal se démarquant distinctement de cette valeur moyenne est la femelle Cicatrice, appartenant au groupe de « Forel 1 », et dont le domaine vital occupait seulement 43 ha. Les surfaces des domaines vitaux déterminés en excluant les points les plus extrêmes (MCP 95%) étaient environ 20% plus petites (en moyenne 91.0 ± 29.8 ha), l'écart observé étant statistiquement significatif (Wilcoxon, $Z = -2.37$, $p < 0.05$). En revanche, aucune différence notable n'a été relevée en comparant les valeurs obtenues par la méthode du MCP 100% avec celle de l'HMT 95% (130.9 ± 46.5 ha; $Z = -1.69$, $p = 0.09$).

Tableau 5.8. Surface (ha) des domaines vitaux des blaireaux suivis par radio-pistage entre juillet 1999 et juillet 2002. Les animaux sont classés dans l'ordre chronologique de leur capture. MCP = Minimum Convex Polygon, HMT = Harmonic Mean Transformation, n_1 = nombre de localisations spatialement différentes, n_2 = nombre de localisations actives en surface. 100%, 95% et 50% indiquent le nombre de localisations considérées lors des analyses.

Individu	n_1	MCP 100%	MCP 95%	n_2	HMT 95%	HMT 50%
Cicatrice (F37)	72	43.0	40.7	98	43.8	6.5
Sassie[1] (F36)	18	5.4	5.0	25	9.1	2.3
Lili (F21)	73	127.5	93.3	63	170.5	16.1
Gwendoline I[2] (F20)	41	112.7	100.9	47	180.8	5.6
Gwendoline II[3] (F20)	79	103.1	64.8	89	103.4	13.9
Nora (F22)	47	151.0	127.6	73	151.4	32.9
Félix[1] (M14)	31	98.4	77.6	26	44.0	6.7
Cléo (F45)	93	149.2	117.2	83	142.3	19.3
Mira (F46)	149	117.0	92.6	175	124.4	16.1
Balou[4] (M16)	7	59.9	–	–	–	–
Moyenne I[5]	**61**	**96.7**	**80.0**	**75**	**107.7**	**13.3**
Moyenne II[6]	**79**	**114.8**	**91.0**	**90**	**130.9**	**15.8**

[1]un seul suivi nocturne effectué, [2]2000: groupe de « Morens », [3]2000-2001: groupe de « Payerne », [4]valeur donnée à titre indicatif seulement (animal non considéré dans le calcul de la moyenne), [5]en tenant compte de tous les individus (n = 9), [6]en ne considérant que les individus ayant fait l'objet d'au moins 3 suivis nocturnes (n = 7)

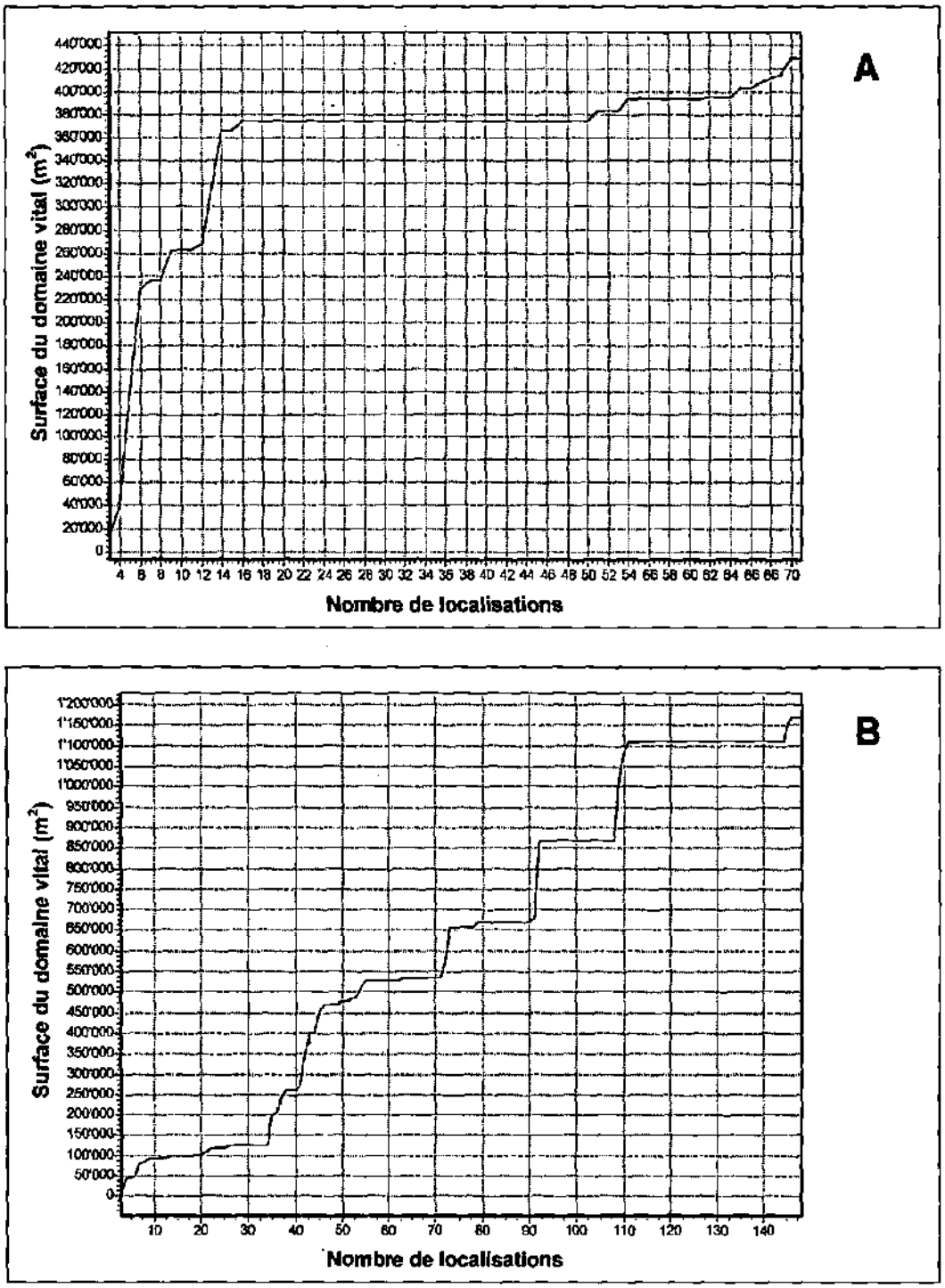


Figure 5.12. Augmentation de la surface des domaines vitaux avec le nombre de localisations. A: le domaine vital atteint un palier après 16 localisations (Cicatrice, F37); B: un plateau n'est jamais atteint (Mira, F46).

La taille des aires nodales (de 1 à 4 suivant les individus, leur superficie étant additionnée) englobant 50% des localisations activés en surface s'est avérée extrêmement petite, puisqu'elle couvrait en moyenne 15.8 ± 9.1 ha (n = 7, min = 5.6 ha, max = 32.9 ha). Le rapport entre la surface globale des aires nodales et celle du domaine vital déterminé par la méthode de l'HMT 95% correspondait ainsi seulement à 0.12 ± 0.06 (min = 0.03, max = 0.22).

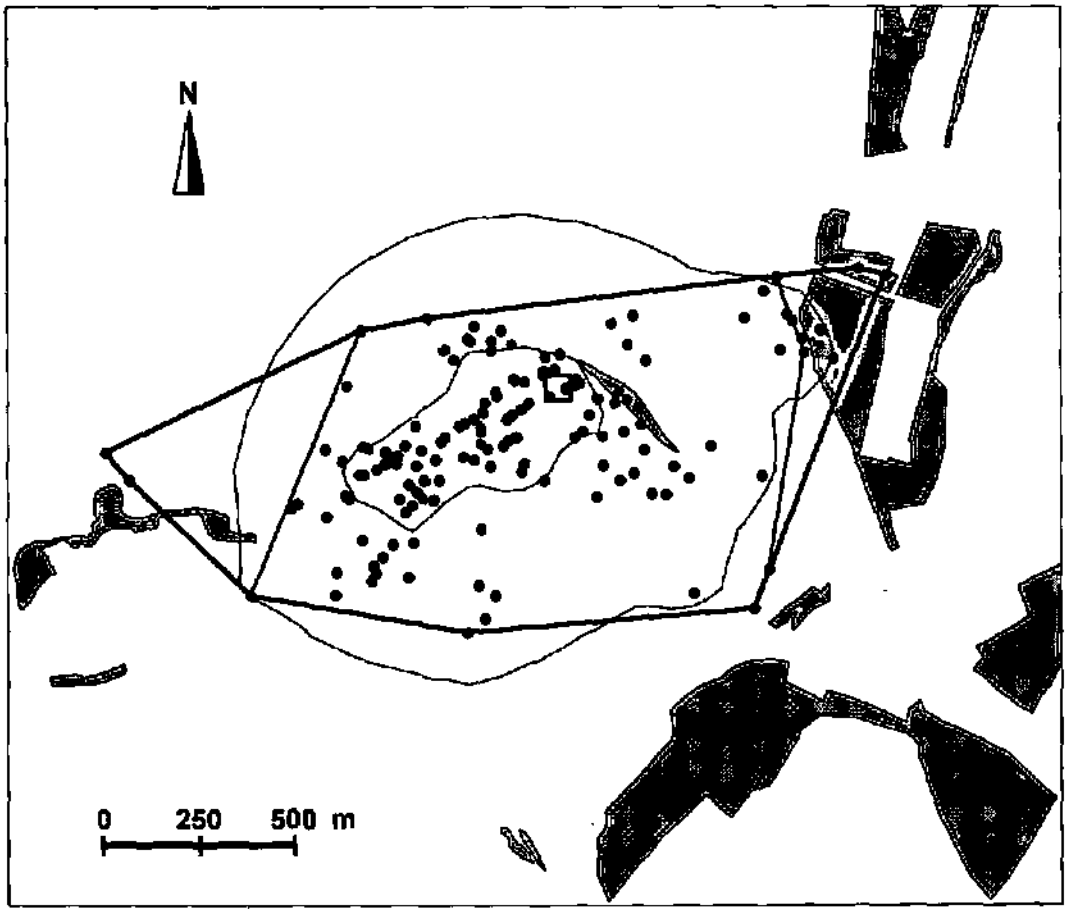


Figure 5.13. Domaine vital de la femelle Mira (F46) appartenant au groupe de « Cugy 1 ». Trait continu épais = MCP 100%, trait continu moyen = MCP 95%, trait continu fin = HMT 95%. On remarque la présence d'une seule aire nodale (HMT 50%). Les points noirs correspondent à toutes les localisations spatialement différentes (animal actif ou inactif) relevées lors des pointages quotidiens ou des suivis nocturnes. La position du terrier principal est indiquée par un carré. Les zones grises représentent les surfaces boisées, les zones blanches les milieux ouverts.

Périmètres des domaines vitaux individuels

Nous avons également déterminé le périmètre parcouru par un blaireau lorsqu'il patrouille les limites potentielles de son domaine vital ou de son aire principale d'activité. Les valeurs calculées selon les 4 méthodes utilisées ci-dessus sont présentées dans le tableau 5.9. Le périmètre moyen des domaines vitaux s'est ainsi élevé à 4'392.7 ± 867.9 m pour le cas du MCP 100%, à 3'803.8 ± 716.8 m en excluant les points extrêmes (MCP 95%), et finalement à 4'564.1 ± 833.7 m en appliquant la méthode de l'HMT 95%. Le périmètre des aires nodales déterminées au moyen de l'HMT 50% correspond quant à lui à 1'968.1 ± 779.7 m. Conformément au lien étroit existant entre une surface et son périmètre, les considérations statistiques exposées dans le cas de la taille des domaines vitaux valent également pour le périmètre de ceux-ci.

Tableau 5.9. Périmètre (m) des domaines vitaux des blaireaux suivis par radio-pistage entre juillet 1999 et juillet 2002. Les animaux sont classés dans l'ordre chronologique de leur capture. MCP = Minimum Convex Polygon, HMT = Harmonic Mean Transformation, n_1 = nombre de localisations spatialement différentes, n_2 = nombre de localisations actives en surface. 100%, 95% et 50% indiquent le nombre de localisations considérées lors des analyses.

Individu	n_1	MCP 100%	MCP 95%	n_2	HMT 95%	HMT 50%
Cicatrice (F37)	72	2'541.0	2'455.3	98	3'123.8	1'770.6
Sassie[1] (F36)	18	963.6	905.1	25	1'219.9	940.9
Lili (F21)	73	4'542.6	3'804.6	63	5'356.6	1'495.1
Gwendoline I[2] (F20)	41	4'154.2	3'922.7	47	4'908.6	933.9
Gwendoline II[3] (F20)	79	4'869.0	3'478.0	89	3'997.8	2'008.0
Nora (F22)	47	5'085.5	4'693.2	73	5'502.1	3'387.8
Félix[1] (M14)	31	4'254.9	3'716.2	26	2'400.3	1'046.0
Cléo (F45)	93	4'840.3	4'393.3	83	4'800.0	2'457.3
Mira (F46)	149	4'716.1	3'879.8	175	4'259.7	1'724.2
Balou[4] (M16)	7	4'012.5	–	–	–	–
Moyenne I[5]	**61**	**3'998.0**	**3'472.0**	**75**	**3'952.1**	**1'751.5**
Moyenne II[6]	**79**	**4'392.7**	**3'803.8**	**90**	**4'564.1**	**1'968.1**

[1]un seul suivi nocturne effectué, [2]2000: groupe de « Morens », [3]2001: groupe de « Payerne », [4]valeur donnée à titre indicatif seulement (animal non considéré dans le calcul de la moyenne), [5]en tenant compte de tous les individus (n = 9), [6]en ne considérant que les individus ayant fait l'objet d'au moins 3 suivis nocturnes (n = 7)

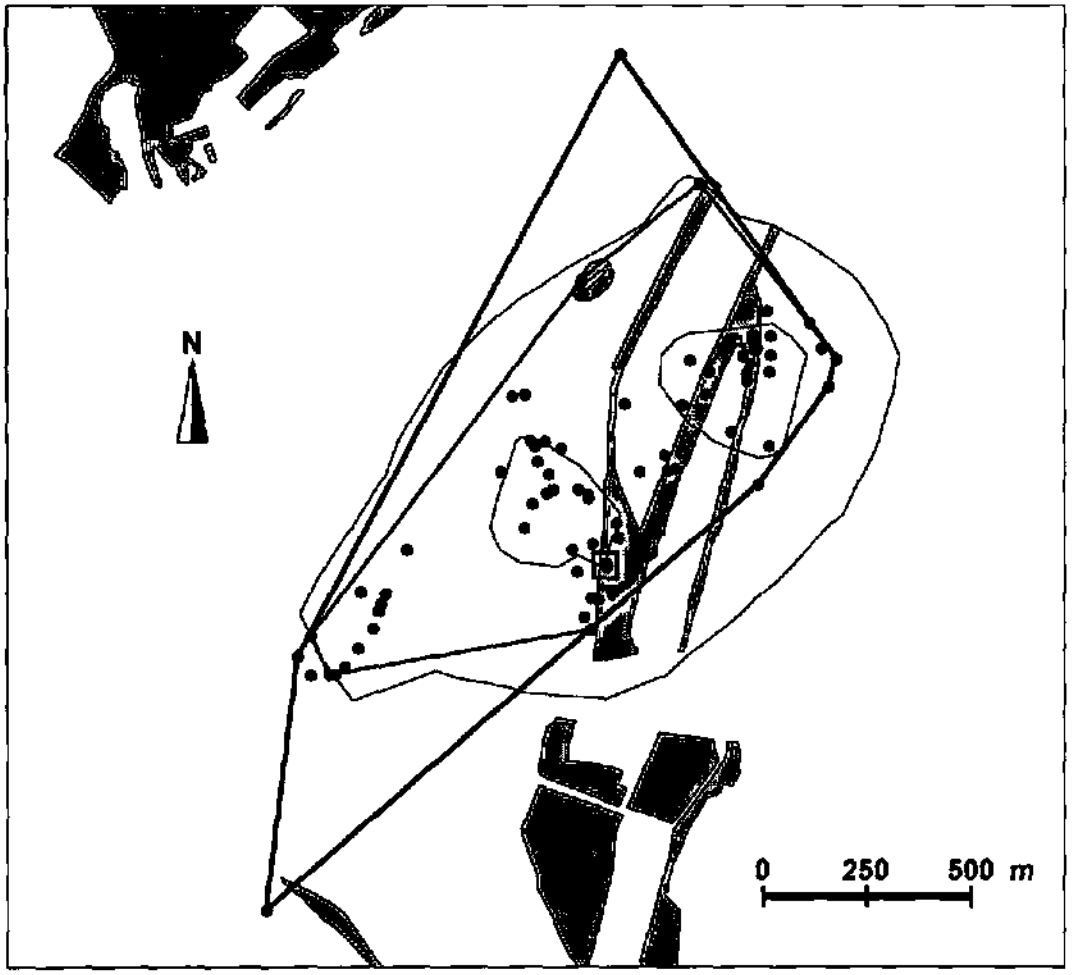


Figure 5.14. Domaine vital de la femelle Gwendoline II (F20) appartenant au groupe de « Payerne ». Trait continu épais = MCP 100%, trait continu moyen = MCP 95%, trait continu fin = HMT 95%. On remarque la présence de deux aires nodales (HMT 50%). Les points noirs correspondent à toutes les localisations spatialement différentes (animal actif ou inactif) relevées lors des pointages quotidiens ou des suivis nocturnes. La position du terrier principal est indiquée par un carré. Les zones grises représentent les surfaces boisées, les zones blanches les milieux ouverts.

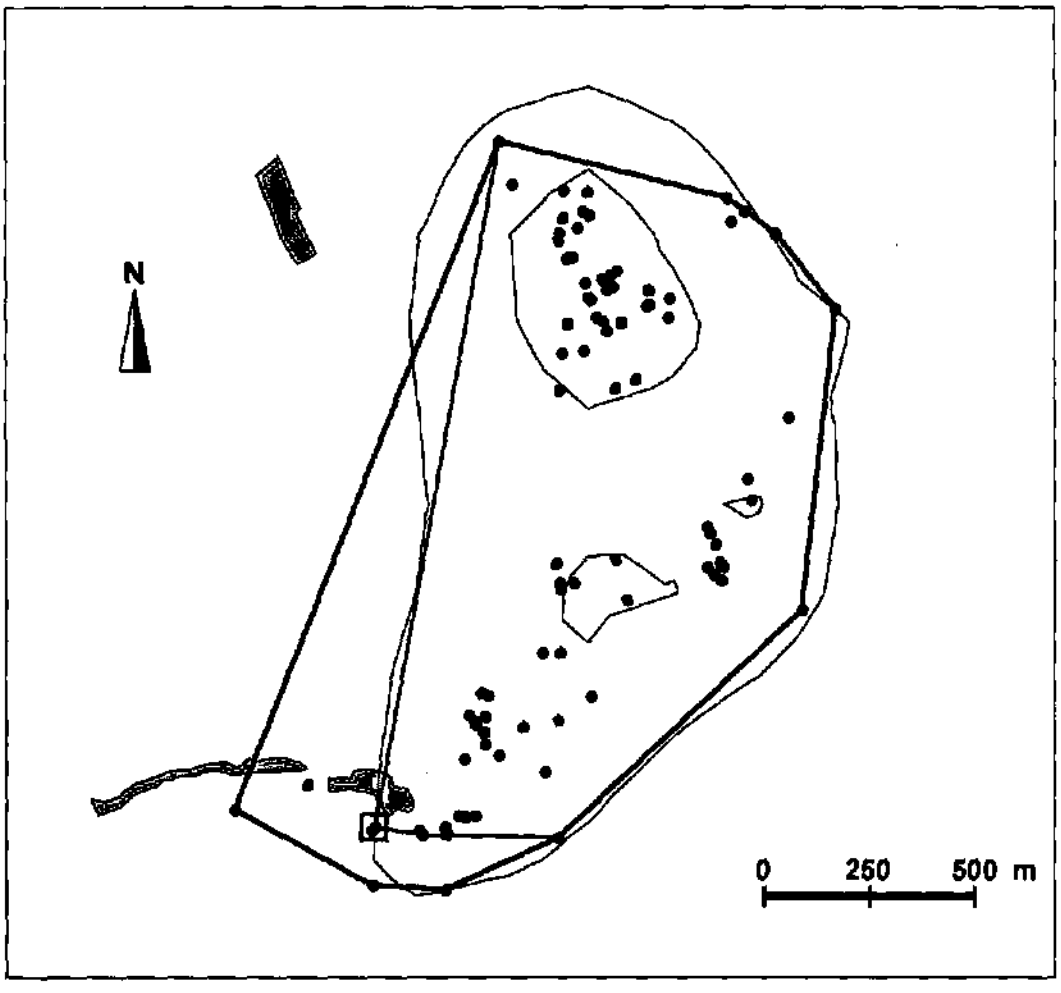


Figure 5.15. Domaine vital de la femelle Cléo (F45) appartenant au groupe de « Rueyres ». Trait continu épais = MCP 100%, trait continu moyen = MCP 95%, trait continu fin = HMT 95%. On remarque la présence de trois aires nodales (HMT 50%). Les points noirs correspondent à toutes les localisations spatialement différentes (animal actif ou inactif) relevées lors des pointages quotidiens ou des suivis nocturnes. La position du terrier principal est indiquée par un carré. Les zones grises représentent les surfaces boisées, les zones blanches les milieux ouverts.

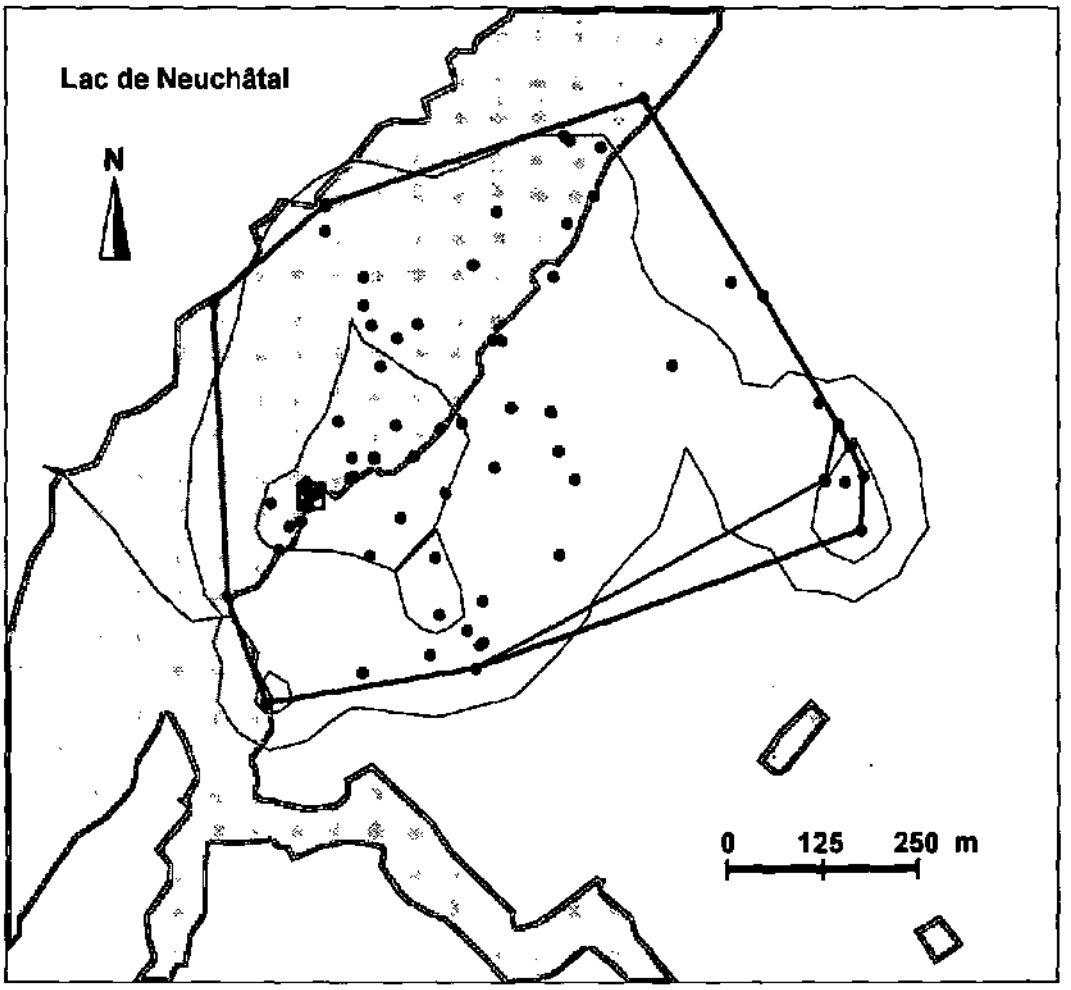


Figure 5.16. Domaine vital de la femelle Cicatrice (F37) appartenant au groupe de « Forel *I* ». *Trait continu épais* = MCP 100%, *trait continu moyen* = MCP 95%, *trait continu fin* = HMT 95%. On remarque la présence de quatre aires nodales (HMT 50%). Les points noirs correspondent à toutes les localisations spatialement différentes (animal actif ou inactif) relevées lors des pointages quotidiens ou des suivis nocturnes. La position du terrier principal est indiquée par un carré. Les zones grises représentent les surfaces boisées, les zones blanches les milieux ouverts.

5.3.5. Déplacements

Longueur des déplacements

La distance parcourue en une nuit par les blaireaux a varié de 761.2 à 6'661.5 m, avec une valeur moyenne de 3'340.5 ± 1'592.2 m (n = 31). Aucune nuit sans sortie n'a donc été enregistrée entre avril et octobre. De plus aucune variation saisonnière n'a été observée (Kruskal-Wallis, d.l. = 2, χ^2 = 0.2, p = 0.91). Ces mustélidés ont en effet parcouru des distances similaires lors de chaque période de suivi: 3'209.0 ± 1'456.4 m en avril-mai (n = 13, min = 980.3 m, max = 5'748.7 m), 3'586.4 ± 1'761.0 m en juin-juillet (n = 12, min = 1'478.5 m, max = 6'661.5 m), et 3'133.6 ± 1'748.2 m entre août et octobre (n = 6, min = 761.2 m, max = 5'775.0 m).

Distance entre les parcelles alimentaires

En plus de la distance totale parcourue au cours de la nuit, nous nous sommes attaché à définir l'écart moyen, minimal, et maximal séparant deux parcelles exploitées successivement lors d'une période d'activité. Considérant l'ensemble des suivis (n = 27), les blaireaux parcourent au minimum 26.8 ± 21.4 m entre deux parcelles (min = 5.8 m, max = 116.8 m), au maximum 456.3 ± 178.8 m (min = 216.8 m, max = 832.9 m), et en moyenne 163.7 ± 59.3 m (min = 63.4 m, max = 285.2 m). Aucune différence inter-saisonnière n'a été observée pour l'écart maximal (Kruskal-Wallis, d.l. = 2, χ^2 = 1.361, p = 0.51) ainsi que pour l'écart moyen (χ^2 = 2.681, p = 0.26). En revanche, l'écart minimal entre deux parcelles successives a varié significativement au fil des saisons (χ^2 = 7.228, p = 0.03). Les distances minimales parcourues par les blaireaux s'élevaient ainsi à 38.1 ± 29.2 m en avril-mai (n = 11, min = 10.0 m, max = 116.8 m), à 21.5 ± 8.2 m en juin-juillet (n = 10, min = 5.8 m, max = 32.2 m), et à 14.8 ± 6.1 m entre août et octobre (n = 6, min = 6.4 m, max = 25.1 m). Une inspection des moyennes saisonnières et des tests par paires de saisons nous indiquent que les valeurs obtenues au printemps sont significativement plus grandes que celles relevées en automne (Mann-Whitney, U = 10.0, p = 0.02).

Vitesse de déplacement

Sur l'ensemble des suivis nocturnes (n = 27), les blaireaux se sont déplacés à une vitesse moyenne de 7.8 ± 1.6 m/min, soit à environ 0.47 ± 0.10 km/h. La vitesse moyenne effective obtenue en éliminant les phases de repos est légèrement plus élevée: 8.9 ± 2.7 m/min (0.54 ± 0.16 km/h). Le périple nocturne parcouru le moins rapidement l'a été à une vitesse moyenne de 3.6 m/min (0.22 km/h), alors qu'à l'opposé un blaireau a réalisé une vitesse moyenne de 15.2 m/min (0.91 km/h) sur l'ensemble de la nuit. Aucune variation significative à l'échelle inter-saisonnière n'a été enregistrée, que cela soit en tenant compte (Kruskal-Wallis, d.l. = 2, χ^2 = 2.801, p = 0.25) ou en exluant les localisations inactives (χ^2 = 3.465, p = 0.18). La vitesse maximale de déplacement entre deux parcelles successives s'est élevée à 55.5 m/min (3.33 km/h).

5.3.6. Utilisation, types et distribution des gîtes de repos diurne

L'utilisation et la distribution des gîtes de repos diurne a été évaluée au moyen de 496 localisations quotidiennes de 11 blaireaux suivis sur un total de 714 jours. Les tableaux 5.10 et 5.11 fournissent des informations détaillées sur l'utilisation des gîtes diurnes par ces différents blaireaux équipés d'un collier-émetteur. Pour les besoins de notre analyse, les localisations des femelles Gwendoline (F20) et Mira (F46) ont été considérées séparément en fonction des différentes phases de dispersion. Ces dernières seront décrites en détail dans le chapitre 5.3.9. Soulignons d'emblée que les valeurs moyennes ainsi que les comparaisons inter-individuelles présentées ci-après doivent être considérées comme indicatives, et non comme définitives. Ceci est dû au fait que les individus capturés ont été localisés pendant des périodes très variables, toujours bien inférieures à un cycle annuel, et lors de saisons parfois différentes. Dans tous les cas, les individus suivis pendant moins d'un mois ont été exclus des analyses.

Utilisation et localisation des terriers principaux et secondaires

Comme nous pouvions nous y attendre au vu des indices (traces, poils) observés bimensuellement lors des tournées des terriers, les blaireaux ont utilisé, en plus de leur terrier principal, de 0 à 3 gîtes secondaires (en moyenne 1.25 ± 1.16 pour 8 individus résidents). La femelle Mira n'a toutefois jamais été localisée dans un terrier autre que le principal sur l'ensemble de sa période de suivi (102 pointages quotidiens en 115 jours), que cela soit avant ou pendant sa phase de dispersion. Le cas de la femelle Sarah (F31) n'entre pas en ligne de compte puisque cette jeune femelle a perdu son collier après 5 jours déjà. Finalement, la fidélité absolue de la femelle Rosie à son terrier principal ne peut pas être garantie, car nous n'avons pas réussi à capter son signal à 103 reprises sur les 167 jours de suivi. Une explication plausible à cet état de fait est que cette femelle occupait alors une chambre du terrier principal depuis laquelle aucun signal ne pouvait filtrer (présence de roches). Cette hypothèse a pu être vérifiée un jour où nous avions fait un pointage fructueux au terrier principal, puis installé des piéges pendant une vingtaine de minutes. Voulant contrôler l'activité de l'animal avant notre départ, nous avons constaté que le signal n'était plus audible. Nous en avons ainsi conclu que cette femelle, réveillée puis dérangée par nos allées et venues, s'était réfugiée dans une chambre plus retirée. Il nous est toutefois impossible d'exclure que cet animal n'ait pas également, au moins à certaines occasions, utilisé des gîtes secondaires qui nous étaient inconnus en raison de la faible portée de l'émetteur (voir chapitre 5.3.2.) et de la difficulté d'accéder à certaines zones bordant le lac (végétation arbustive et arborescente très dense).

Les terriers principaux et secondaires (n = 377 localisations) choisis pour le repos diurne étaient situés dans les milieux suivants: 49.9% en lisière de forêt, 42.4% dans des haies, 5.0% dans des buissons, 1.6% dans des talus, et finalement 1.1% en forêt. Ceci signifie donc que 98.4% des terriers utilisés étaient protégés par une importante couverture arborescente et/ou arbustive, alors que seuls 1.6% d'entre eux étaient situés en zone ouverte.

Tableau 5.10. Durée du suivi et nombre de terriers, de gîtes diurnes et de chambres utilisés par les blaireaux suivis par radio-pistage entre juillet 1999 et juillet 2002. Les animaux sont classés dans l'ordre chronologique de leur capture. TPB = terrier principal de blaireau.

Individu	Durée du suivi (jours)	Nombre de localisations diurnes[1]	Nombre de terriers utilisés	Nombre de gîtes en surface	Nombre de chambres utilisées (TPB)
Sassie (F36)	3	2	2	0	1
Cicatrice (F37)	29	19	3	6	3
Rosie (F19)	167[2]	64	1	0	7
Gwendoline I[3] (F20)	49	42	2	2	3
Gwendoline E[4] (F20)	22	14	1	7	1
Gwendoline II[5] (F20)	41	24	2	2	–
Gwendoline II[6] (F20)	43	39	4	3	–
Lili[7] (F21)	42	36	1	11[8]	1
Sarah (F31)	5	4	1	2	2
Nora (F22)	57	45	1	1	4
Cléo (F45)	84	63	4	18	11
Félix (M14)	49	37	3	5	5
Mira I[9] (F46)	101	87	1	1	11
Mira D[10] (F46)	14	14	1	11	1
Balou (M16)	8	5	3	0	1
Total (n = 11)	**714**	**495**	**30**	**69**	**51**
Moyenne R[11]	**78**	**53**	**2.38**	**4.75**	**6.29**
Moyenne E[12]	**26**	**21**	**1.00**	**9.67**	**1.00**

[1]il s'agit de localisations spatialement différentes (ne sont pas pris en compte ici les jours où le site de repos de l'animal n'a pas pu être localisé, de même que les éventuels « multiples » pointages quotidiens réalisés dans le cadre de l'étude de l'activité diurne), [2]la durée effective de suivi entre la première et la dernière localisation s'élève à 421 jours; toutefois, comm malgré nos efforts l'animal n'a pas pu être localisé à 103 reprises durant la journée, nous avons renoncé à effectuer des pointages diurnes entre octobre 2000 et mars 2001, [3]groupe de « Morens » (du 30 avril au 17 juin 2000), [4]erratisme (du 18 juin au 9 juillet 2000), [5]groupe de « Payerne » (du 10 juillet au 17 août 2000), [6]groupe de « Payerne » (du 19 mai au 30 juin 2001), [7]erratisme (du 4 mai au 14 juin 2000), [8]dont 6 gîtes situés toutefois dans le même champ de blé, [9]groupe de « Cugy I » (du 29 mars au 7 juillet 2002), [10]erratisme (du 8 au 21 juillet 2002), [11]pour les individus résidents, les données de Gwendoline II étant fusionnées (n = 7-8), [12]pour les individus erratiques (n = 3)

Tableau 5.11. Pourcentage d'utilisation de différents types de gîtes diurnes occupés par les blaireaux suivis par radio-pistage entre juillet 1999 et juillet 2002. Les animaux sont classés dans l'ordre chronologique de leur capture.

Individu	Nombre de localisations diurnes[1]	Terrier principal	Terriers secondaires	Gîtes en surface
Cicatrice (F37)	19	31.6	15.8	52.6
Rosie (F19)	64	100.0[2]	0.0	0.0
Gwendoline I[3] (F20)	42	88.1	4.8	7.1
Gwendoline E[4] (F20)	14	7.1	0.0	92.9
Gwendoline II[5] (F20)	24	12.5	62.5	25.0
Gwendoline II[6] (F20)	39	74.4	17.9	7.7
Lili[7] *(F21)*	36	5.6	0.0	94.4
Nora (F22)	45	97.8	0.0	2.2
Cléo (F45)	63	33.3	25.4	41.3
Félix (M14)	37	67.6	16.2	16.2
Mira I[8] (F46)	87	98.9	0.0	1.1
Mira D[9] (F46)	14	7.1	0.0	92.9
Moyenne R[10]	**484**	**73.95**	**10.01**	**16.04**
Moyeooe E[11]	**484**	**6.91**	**0.0**	**93.89**

[1]il s'agit de localisations spatialement différentes (ne sont pas pris en compte ici les jours où le site de repos de l'animal n'a pas pu être localisé, de même que les éventuels « multiples » pointages quotidiens réalisés dans le cadre de l'étude de l'activité diurne), [2]cette valeur doit être considérée avec prudence, car l'animal n'a pas pu être localisé à de nombreuses reprises durant la journée, [3]groupe de « Morens » (du 30 avril au 17 juin 2000), [4]erratisme (du 18 juin au 9 juillet 2000), [5]groupe de « Payerne » (du 10 juillet au 17 août 2000), [6]groupe de « Payerne » (du 19 mai au 30 juin 2001), [7]erratisme (du 4 mai au 14 juin 2000), [8] groupe de « Cugy 1 » (du 29 mars au 7 juillet 2002), [9]erratisme (du 8 au 21 juillet 2002), [10]pour les individus résidents, les données de Gwendoline II étant fusionnées (n = 8), [11]pour les individus erratiques (n = 3)

Nombre de chambres souterraines utilisées

Considérant l'utilisation du terrier principal, les blaireaux ont séjourné dans 1 à 11 chambres différentes, avec une moyenne de 6.29 ± 3.50 chambres par individu (n = 7). L'exemple de la femelle Mira (F46) est illustré dans la figure 5.17. On peut toutefois dire que pour deux individus (Félix, F34 ;Cléo, F45) ayant séjourné à eux deux dans 4 gîtes secondaires à au moins quelques occasions, le nombre maximum de chambres exploitées s'est élevé à 2 par terrier.

Utilisation et localisation des gîtes en surface

La grande surprise de notre travail concerne l'utilisation de nombreux gîtes diurnes situés en surface par les blaireaux de notre zone d'étude, de 0 à 18 suivant les individus. Les milieux exploités pour le repos diurne en surface (n = 118 localisations) étaient en majorité des cultures (colza: 19.5%, blé et orge: 25.4%, maïs: 36.4%), les zones boisées étant plus rarement choisies (forêt: 6.8%, lisière: 7.6%, cordon boisé: 0.9%). Les roselières ont été utilisés à 3 reprises (2.5%) par la blairelle Cicatrice (F37, groupe de « Forel 1 »), alors que la jeune femelle Cléo (F45) s'est probablement déplacée dans un champ de moutarde (n = 1, 0.9%) suite à la coupe d'une parcelle de maïs qu'elle utilisait les jours précédents.

Notons que les blaireaux n'ont pas forcément choisi des zones reculées pour se reposer durant la journée. Voici quelques exemples particulièrement explicites. En août 1999, à Forel, Cicatrice (F37) a dormi à plusieurs reprises dans un champ de maïs situé à 50 m d'un quartier résidentiel (voitures, jardinage, enfants) et à 30 m de la ferme la plus proche (activités diverses, chien de garde). En mai 2000, Lili (F21) a choisi à 3 reprises, en lisière de forêt, un lieu de repos situé à 30 m de la route principale Grandcour-Chevroux. Entre le 22 juin et le 9 juillet 2000, la femelle Gwendoline E (F20) a quant à elle passé plusieurs journées dans des cultures de blé et de maïs (localisations indiquées par les points u, v et w dans la figure 5.27) bordant la route principale Payerne-Estavayer, qui présente un trafic très important durant les heures de pointe. Malgré cela, ses lieux de repos privilégiés se situaient respectivement à 15, 30 et 45 m de la route. Pour terminer, un cas tout aussi surprenant, puisque du 9 au 11 juillet 2002, la femelle Mira s'est reposée dans un champ de blé en se tenant à 5 m seulement de la voie ferrée (localisations indiquées par les points x, y et z dans la figure 5.28), le trafic ferroviaire étant d'environ 4 passages de trains par heure.

Utilisation des gîtes d'avril à octobre

Si l'on considère la période allant d'avril à octobre, on peut tenter d'avancer le patron comportemental suivant pour les animaux résidents. En avril-mai, les blaireaux utilisent essentiellement leur terrier principal comme gîte de repos diurne. Ils changent alors fréquemment de chambres, généralement tous les 1 à 3 jours. À titre d'exemple, la figure 5.17 présente le patron d'utilisation des chambres du terrier principal par la femelle Mira (F46) pour laquelle la durée moyenne d'utilisation d'une chambre s'est élevée à 2.12 ± 2.28 jours (min = 1, max = 10). Dès la fin mai, les individus commencent à utiliser plus fréquemment les terriers secondaires ainsi que quelques gîtes en surface en alternance avec le terrier principal pour le repos diurne. De juillet à septembre, l'utilisation des terriers secondaires et des gîtes en surface est potentiellement maximale (mais pas nécessairement prédominante), avant de baisser d'intensité en octobre au profit de celle des terriers principaux. Ce patron automnal est illustré par le cas de la femelle Cléo (F45; Fig. 5.18 et 5.19) qui a changé de gîte ou de chambre en moyenne tous les 1.21 ± 0.64 jours (min = 1, max = 5). Bien qu'aucun individu n'ait pu être suivi de novembre à mars, il est probable que l'utilisation du terrier principal soit largement prépondérante en hiver et au début du printemps (voir Chap. 3.3.3).

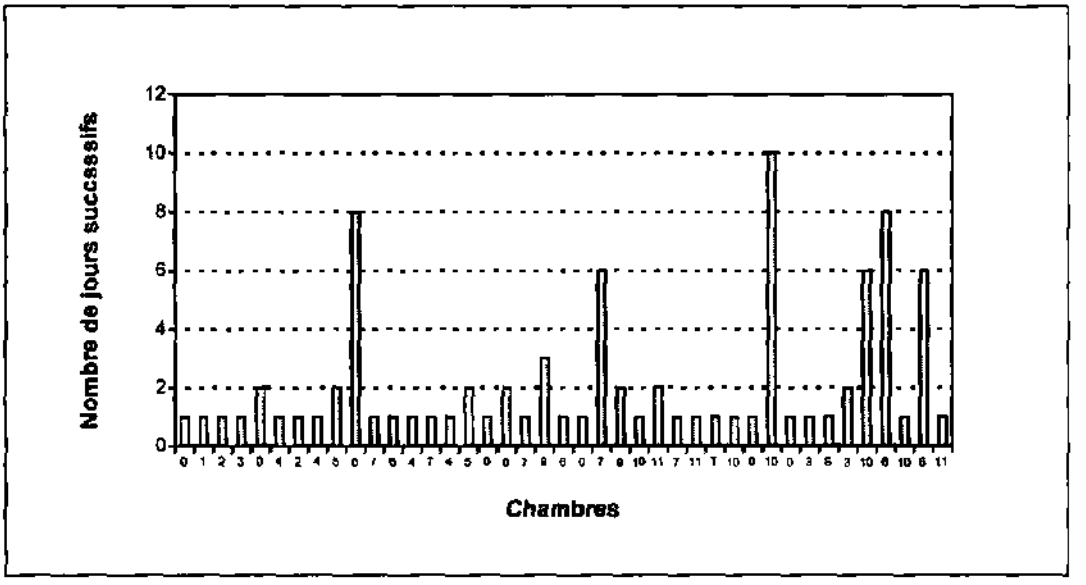


Figure 5.17. Patron d'utilisation des chambres (n° 1 à 11) du terrier principal de « Cugy 1 » par la femelle Mira (F46) entre le 29 mars et le 7 juillet 2002, période pendant laquelle l'animal a été localisé à 87 occasions. Les 23 jours sans pointage n'ont pas été insérés dans ce graphique. Le chiffre « 0 » indique que la chambre utilisée pour le repos diurne n'a pas été déterminée. La lettre « S » correspond à l'utilisation d'un site en surface.

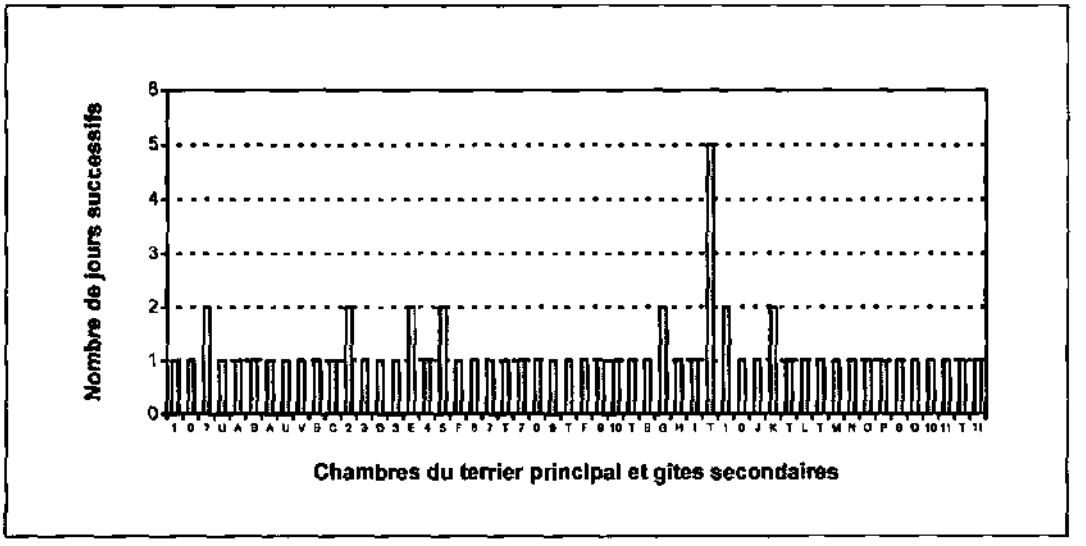


Figure 5.18. Patron d'utilisation des chambres (n° 1 à 11) du terrier principal de « Rueyres », des terriers secondaires (T, U et V) et des gîtes en surface (A à Q) par la femelle Cléo (F45) entre le 12 août et le 3 novembre 2001, période pendant laquelle l'animal a été localisé à 63 occasions. Les 21 jours sans pointage n'ont pas été insérés dans ce graphique. Le chiffre « 0 » indique que la chambre utilisée pour le repos diurne n'a pas été déterminée.

Malgré la taille assez faible des échantillons, le patron global que nous venons de décrire est renforcé par le fait que la fidélité au site de repos (pourcentage de retour au même gîte) lors des suivis nocturnes est passée de 84.6% au printemps (n = 13) à seulement 33.3% aussi bien en été (n = 12) qu'en automne (n = 6), cette baisse étant statistiquement significative (χ^2 d'indépendance, correction de Yates, $p < 0.05$).

Distribution spatiale des sites de repos

Le rapport entre la surface des domaines vitaux individuels obtenus uniquement en considérant les gîtes diurnes de repos et ceux définis par l'ensemble des localisations spatialement différentes varie de 0.55 à 0.91, pour une moyenne de 0.71 ± 0.14 (n = 5). Il semblerait donc que le blaireaux se reposent au moins à quelques occasions en périphérie de leurs domaines vitaux. Ne sont pas considérés dans ces valeurs les animaux erratiques ainsi que les femelles Mira (F46) et Nora (F22), qui n'ont utilisé que 2 sites de repos (surface nulle). Le cas de la femelle Cléo, qui présentait un rapport de 0.79, est illustré ci-dessous (Fig. 5.19)

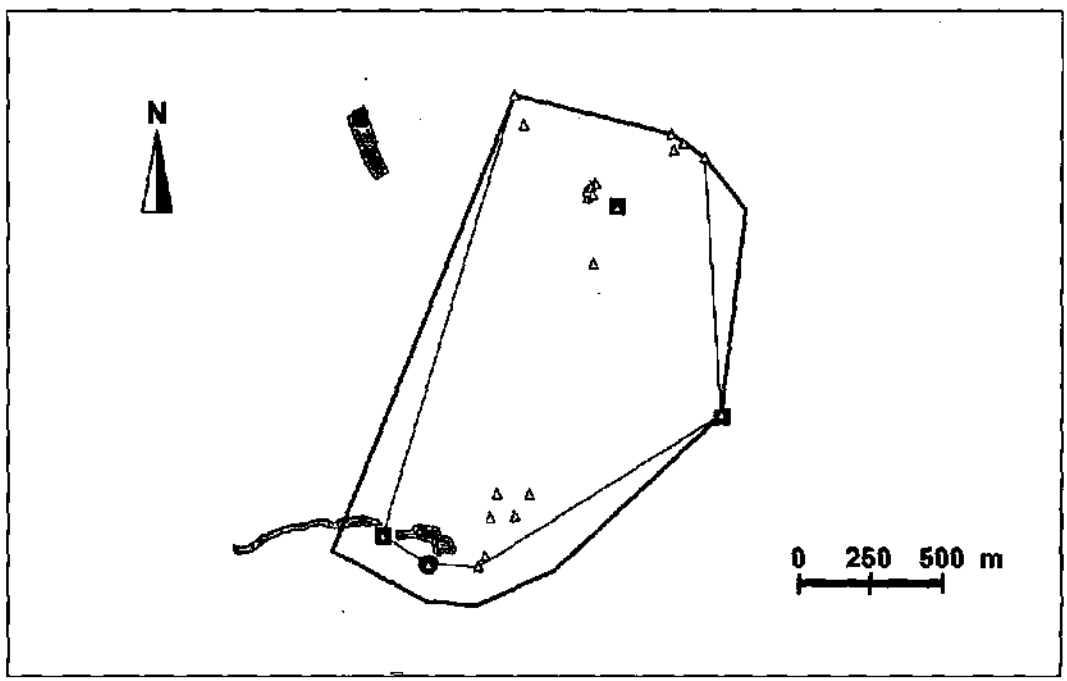


Figure 5.19. Distribution des 22 gîtes diurnes (1 terrier principal, 3 terriers secondaires et 18 sites en surface) utilisés par la femelle Cléo (F45) entre le 12 août et le 3 novembre 2001, période pendant laquelle l'animal a été localisé à 63 occasions. La position des gîtes utilisés est indiquée par un triangle blanc, celle du terrier principal par un rond noir, et celle des terriers secondaires par un carré noir. Le polygone à ligne épaisse correspond au domaine vital (MCP 100%) défini avec toutes les localisations spatialement différentes de l'animal (n = 93), alors que le polygone a ligne fine représente le domaine vital (MCP 100%) généré en considérant uniquement les sites de repos diurne (n = 22).

5.3.7. Utilisation de l'habitat et de l'espace

Milieux exploités

L'utilisation et la sélection de l'habitat ont été déterminés à l'aide de 720 localisations actives en surface effectuées entre le 4 avril et le 11 octobre lors de 31 suivis nocturnes en continu. Le tableau 5.12 présente la proportion des milieux fréquentés lors de chaque saison ainsi que sur l'ensemble de la période d'étude. D'avril à octobre, les blaireaux ont été le plus fréquemment localisés dans des champs de blé et d'orge (environ 30% des localisations). Suivent une série de catégories représentant chacune entre 10 et 20% des pointages nocturnes actifs, en l'occcurence les forêts (y compris les lisières et les bosquets), les champs de maïs, les prés et pâturages, ainsi que les champs de colza. Les autres milieux sont tous fréquentés de manière sporadique. Soulignons que les valeurs présentées ci-dessus ont été obtenues en calculant une moyenne des pourcentages saisonniers. Cette approche a dû être choisie, car le nombre de localisations effectuées à chaque saison n'était pas identique. Un calcul des pourcentages pour l'ensemble de la période de suivi n'aurait donc pas été totalement représentatif du comportement des blaireaux.

Tableau 5.12. Pourcentage d'utilisation des différents milieux par les blaireaux lors de leurs périodes d'activité. Les données sont basées sur 720 localisations actives en surface, soit 257 au printemps (avril-mai), 296 en été (juin-juillet) et 167 en automne (août à octobre). Les valeurs supérieures à 20% sont signalées en gras.

Milieu	Printemps	Été	Automne	Moyenne
1. Forêts, lisières et bosquets	14.0	13.9	**24.0**	17.3
2. Haies, cordons boisés et buissons	8.6	4.4	1.2	4.7
3. Cultures de colza	**23.0**	4.7	0.0	9.2
4. Cultures de blé et d'orge	**38.1**	**43.6**	0.0	**27.2**
5. Cultures de maïs	0.0	10.8	**44.3**	18.4
6. Prés et pâturages	16.0	13.5	7.8	12.4
7. Champs de pommes de terre et de betteraves	0.0	3.4	8.4	3.9
8. Champs labourés et terre nue	0.0	1.7	8.4	3.4
9. Vergers, jardins et alentours d'habitations	0.0	2.7	3.6	2.1
10. Chemins, tabac, roselières, autres	0.4	1.4	2.4	1.4
Diversité des milieux fréquentés (Total)[1]	**0.33**	**0.34**	**0.29**	**0.51**
Diversité des milieux disponibles fréquentés[1]	**0.43**	**0.34**	**0.38**	**0.51**

[1]Voir formule p. 167

Considérant les données à l'échelle saisonnière, on constate que le printemps est dominé par l'exploitation des champs de blé, d'orge et de colza (plus de 60% au total). L'été et l'automne sont quant à eux caractérisés par une prédominance dans la fréquentation des cultures de blé et d'orge (44%) et de maïs (44%), respectivement. La largeur de la diversité des milieux utilisés est très similaire à chaque saison (entre 0.29 et 0.34). Toutefois, si l'on tient compte de la disponibilité réelle des milieux, la valeur associée au printemps (pas de champs de maïs, de pommes de terre ou de betteraves) passe de 0.33 à 0.43, et celle calculée pour l'automne (plus de champs de blé, d'orge, ou de colza) de 0.29 à 0.38. L'indice reste identique pour l'été puisque toutes les catégories y sont représentées. Ceci nous indique donc que les blaireaux fréquentent les milieux de façon plus « équilibrée » au printemps qu'en automne et surtout qu'en été. Tous les indices saisonniers restent toutefois bien loin de la valeur 1, significative, rappellons-le, d'une fréquentation uniforme des milieux (mais pas nécessairement proportionelle à leur disponibilité).

Il est difficile de comparer les éventuelles variations de la proportion des milieux fréquentés par un test statistique. Ceci est dû au fait que, comme nous venons de le mentionner, les milieux considérés ne sont pas tous disponibles à chaque saison. On obtient toutefois un possible compromis en regroupant l'ensemble des cultures dominantes d'un côté, et les milieux marginaux de l'autre (tableau 5.13). Dans ce contexte, la proportion des habitats exploités varie de manière significative à l'échelle inter-saisonnière (χ^2 d'homogénéité, d.l. = 8, $\chi^2 = 85.374$, $p < 0.001$). Le regroupement des habitats en 5 catégories permet en outre de constater que c'est en automne que les blaireaux exploitent le plus des catégories autres que les cultures dominantes (seul le maïs est encore disponible à cette saison), puisque l'indice de la diversité des habitats fréquentés y atteint la valeur de 0.68.

Tableau 5.13. Pourcentage d'utilisation des différents milieux par les blaireaux lors de leurs périodes d'activité. Les données sont basées sur 720 localisations actives en surface, soit 257 au printemps (avril-mai), 296 en été (juin-juillet) et 167 en automne (août à octobre). Les valeurs supérieures à 20% sont signalées en gras. Mêmes données que pour le tableau 5.12, mais en fusionnant certaines catégories.

Milieu	Printemps	Été	Automne	Moyenne
1. Forêts, lisières et bosquets	14.0	13.9	**24.0**	17.3
2. Haies, cordons boisés et buissons	5.8	4.4	1.2	3.8
3. Cultures de colza, blé, orge et de maïs	**61.1**	**59.1**	**44.3**	**54.8**
4. Prés et pâturages	16.0	13.5	7.8	12.4
5. Autres	0.4	9.1	9.2	6.2
Diversité des milieux fréquentés[1]	**0.34**	**0.38**	**0.68**	**0.46**

[1]Voir formule p. 167

Sélection de l'habitat

Le tableau 5.13 rassemble les résultats obtenus pour l'analyse de la sélection de l'habitat par les blaireaux lors de la recherche de nourriture. Il apparaît évident que, dans la Broye, ces mustélidés n'exploitent pas les différents milieux proportionnellement à leur disponibilité (χ^2 d'ajustement à une distribution observée, d.l. = 4-6, $p < 0.001$). D'avril à octobre, les animaux sélectionnent activement les zones boisées, les champs de colza, de blé, d'orge et de maïs lors de leurs pérégrinations nocturnes, et évitent tous les autres milieux. Les résultats obtenus à l'échelle saisonnière sont très similaires, avec quelques petites nuances toutefois. Les prés et la catégorie « autres » (comprenant les zones habitées et les champs labourés) sont évités à chaque saison. Les champs de colza, de blé et d'orge, qui représentent d'importantes sources de nourriture (Fig. 5.20), sont visités intensivement lors de leurs périodes de disponibilité (printemps et été). Les zones boisées sont sélectionnées au printemps et en automne. En été, en revanche, leur fréquentation devient proportionnelle à leur disponibilité, les blaireaux pouvant alors commencer à exploiter les champs de maïs. Néanmoins, ces derniers ne sont réellement sélectionnés qu'à partir du mois d'août, période à laquelle les grains atteignent leur stade laiteux (Fig. 5.21).

Exploitation des parcelles alimentaires

Sur l'ensemble des suivis nocturnes, les blaireaux ont été actifs pendant en moyenne 20.17 ± 4.37 minutes dans chaque parcelle alimentaire (n = 27, min = 15 min., max = 32). Considérant une période d'activité en tant qu'échantillon d'observation, certaines parcelles ont cependant été exploitées exceptionnellement pendant 2h30 à 3h00 d'affilée. De manière générale, les mouvements présentés par les animaux étaient orientés, puisque chaque nuit, en moyenne seulement 6.8 ± 9.2% des parcelles précedemment exploitées étaient revisitées (n = 27, min = 0%, max = 28.6%). Exprimé autrement, les blaireaux retournaient en moyenne à 1.22 ± 1.69 parcelles différentes lors de leurs sorties nocturnes (min = 0, max = 6). Ne sont pas considérés dans ces moyennes les 2 occasions (7.4% des suivis) où les blaireaux ont revisité une parcelle à 2 reprises. Aucune différence statistiquement significative à l'échelle saisonnière n'a été observée pour ces différents paramètres (Mann-Whitney, $p > 0.05$).

Surfaces exploitées chaque nuit

La figure 5.22 présente la distribution et la configuration des surfaces exploitées chaque nuit par les blaireaux. Les domaines vitaux nocturnes, calculés selon la méthode du MCP 100%, ont varié entre 2.3 et 102.9 ha, pour une moyenne de 36.0 ± 29.9 ha (n = 31). Les surfaces exploitées lors des périodes d'activité se sont avérées très stables au fil des saisons (Kruskal-Wallis, d.l. = 2, $\chi^2 = 0.289$, $p = 0.87$). En effet, elles couvraient en moyenne 36.0 ± 30.9 ha en avril-mai (n = 13), 38.5 ± 32.7 ha en juin-juillet (n = 12) et 30.8 ± 26.3 ha entre août et octobre (n = 6). La figure 5.23 montre toutefois que, d'une nuit à l'autre, les blaireaux peuvent exploiter des zones partiellement, voire totalement différentes de leur domaine vital « global ».

Tableau 5.13. Sélection de l'habitat par les blaireaux suivis par radio-pistage dans la Broye entre juillet 1999 et juillet 2002. L'indépendance entre les proportions d'utilisation observées (*Po*) et les proportions d'utilisation attendues (*Pa*) a été testée avec le Chi carré d'ajustement. L'intervalle de confiance de Bonferroni ($p < 0.05$) a ensuite été calculé pour savoir si une classe nominale particulière était sélectionnée ou évitée. n = nombre de localisations actives en surface utilisées pour les analyses, *** = $p < 0.001$, d.l. = degrés de liberté considérés pour le test du Chi carré, +/– = milieux activement sélectionnés (+) ou évités (–) par les blaireaux.

Période et milieux relevés dans les communes « utilisées »	*Pa*	*Po*	Intervalle de Bonferroni pour *Po*	
Avril à Octobre (n = 720, d.l. = 6; ***)				
Zones boisées	0.144	0.214	$0.173 \leq Po \leq 0.255$	+
Colza	0.006	0.101	$0.071 \leq Po \leq 0.132$	+
Blé et orge	0.251	0.315	$0.269 \leq Po \leq 0.362$	+
Maïs	0.122	0.147	$0.112 \leq Po \leq 0.183$	+
Prés et pâturages	0.218	0.131	$0.097 \leq Po \leq 0.164$	–
Pommes de terre/betteraves	0.118	0.033	$0.015 \leq Po \leq 0.051$	–
Autres	0.142	0.058	$0.035 \leq Po \leq 0.082$	–
Printemps: Avril-Mai (n = 257, d.l. = 4; ***)				
Zones boisées	0.144	0.226	$0.159 \leq Po \leq 0.293$	+
Colza	0.006	0.230	$0.162 \leq Po \leq 0.297$	+
Blé et orge	0.251	0.381	$0.303 \leq Po \leq 0.459$	+
Prés et pâturages	0.218	0.160	$0.101 \leq Po \leq 0.218$	
Autres	0.382	0.004	$0.000 \leq Po \leq 0.014$	–
Été: Juio-Juillet (n = 296, d.l. = 6; ***)				
Zones boisées	0.144	0.182	$0.122 \leq Po \leq 0.243$	
Colza	0.006	0.047	$0.014 \leq Po \leq 0.080$	+
Blé et orge	0.251	0.436	$0.358 \leq Po \leq 0.513$	+
Maïs	0.122	0.108	$0.060 \leq Po \leq 0.157$	
Prés et pâturages	0.218	0.135	$0.082 \leq Po \leq 0.189$	–
Pommes de terre/betteraves	0.118	0.034	$0.006 \leq Po \leq 0.062$	–
Autres	0.142	0.057	$0.021 \leq Po \leq 0.094$	–
Automne: Août-Octobre (n = 167, d.l. = 4; ***)				
Zones boisées	0.144	0.251	$0.165 \leq Po \leq 0.338$	+
Maïs	0.122	0.443	$0.344 \leq Po \leq 0.542$	+
Prés et pâturages	0.218	0.078	$0.024 \leq Po \leq 0.131$	–
Pommes de terre/betteraves	0.118	0.084	$0.029 \leq Po \leq 0.139$	
Autres	0.398	0.144	$0.074 \leq Po \leq 0.214$	–

Figure 5.20. Estomac d'un blaireau contenant une grande quantité de blé (juillet).

Figure 5.21. Épi de maïs consommé par un blaireau au mois d'août lorsque les grains sont au stade « laiteux ».

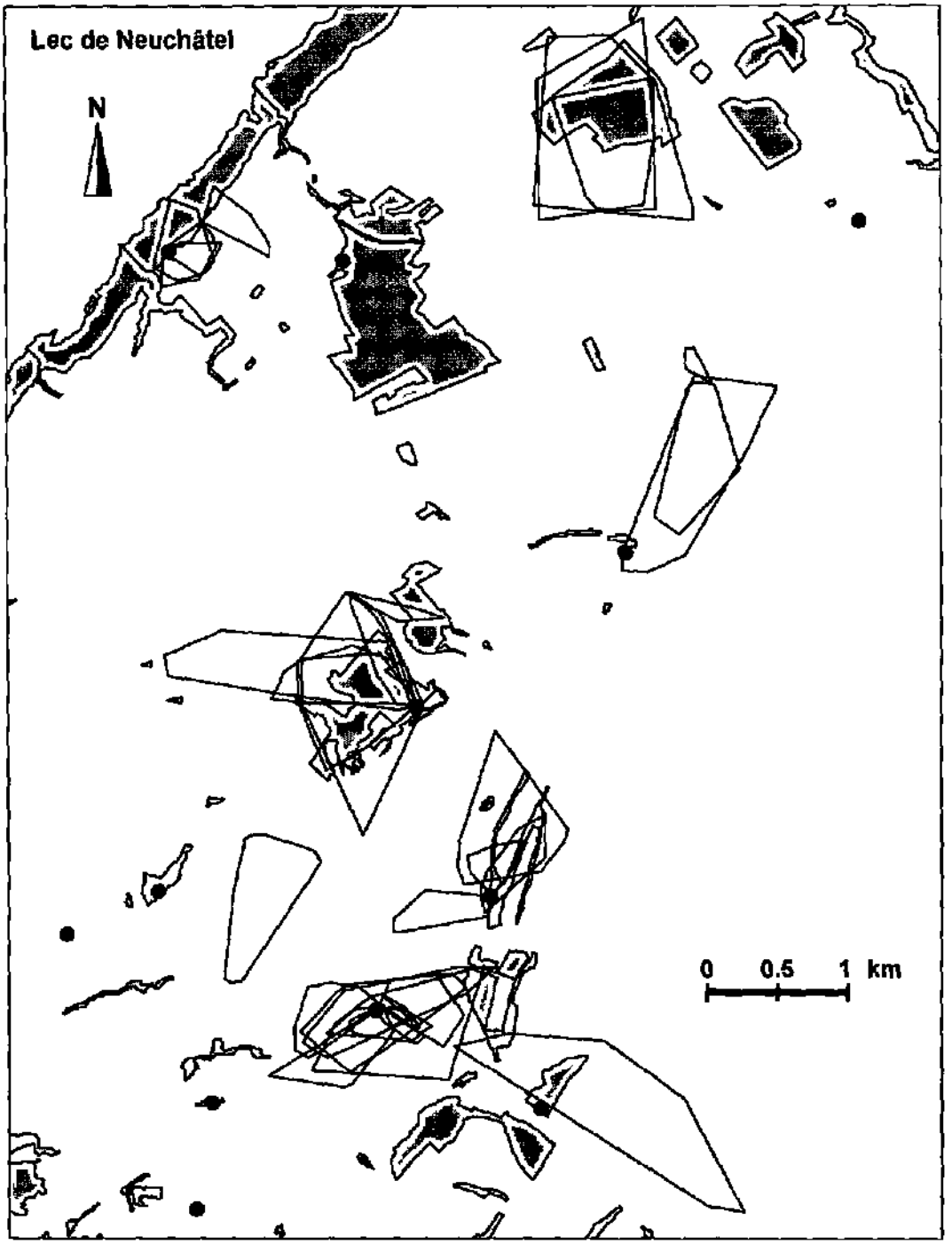


Figure 5.22. Distribution et configuration des 31 domaines vitaux nocturnes (MCP 100%) déterminés au moyen du suivi en continu de 8 blaireaux différents (5 femelles adultes, 1 femelle subadulte, 1 jeune femelle et 1 mâle subadulte). La localisation des terriers principaux est indiquée par un point noir.

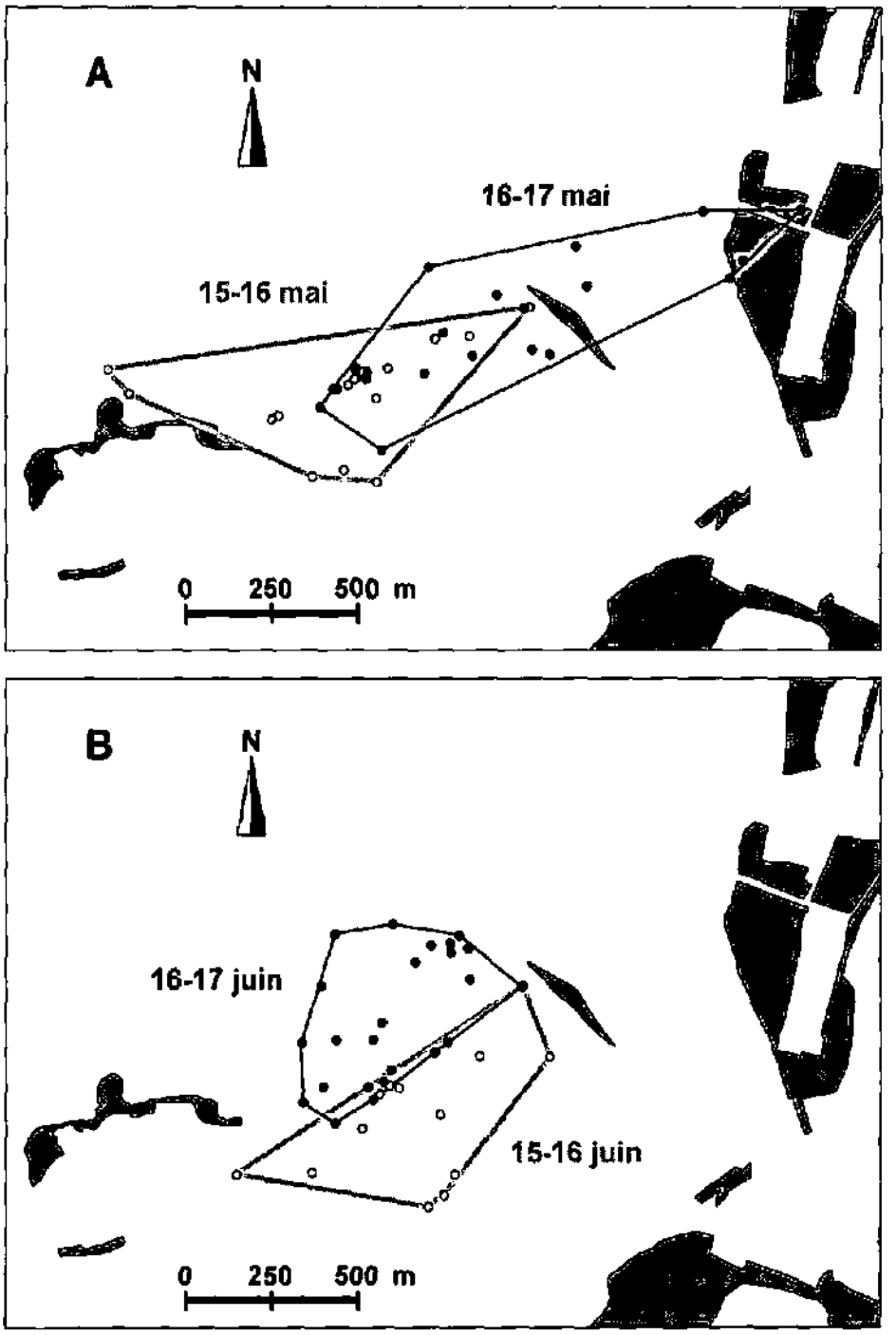


Figure 5.23. Distribution et configuration des surfaces (MCP 100%) exploitées par la femelle Mira (F46; groupe de « Cugy 1 ») lors de nuits successives. A: du 15 au 17 mai 2002; B: du 15 au 17 juin 2002. Les localisations respectives sont indiquées par des points gris (première nuit) ou noirs (deuxième nuit).

5.3.8. Structure sociale

Nombre d'individus occupant le terrier principal

Vu la grandeur du terrain d'étude et les nombreuses facettes de notre travail de recherche, nous n'avons pu réaliser des observations crépusculaires qu'à un nombre limité de terriers chaque année (environ 30-50 affûts par année à une quinzaine de terriers, avec l'aide précieuse d'étudiants et de volontaires). Nos affûts ne nous ont jamais permis d'observer plus de 4 individus simultanément par terrier et par soirée (1 adulte et de 1 à 3 jeunes; 1 ou 2 adultes; ou encore de 1 à 3 jeunes non accompagnés). Néanmoins, plusieurs affûts consécutifs aux mêmes terriers, les captures effectuées, les individus observés lors des suivis nocturnes, les différents indices relevés lors des visites bimensuelles des terriers, ainsi que les cadavres récoltés lors de la période d'étude nous laissent penser que les blaireaux de notre zone d'étude vivent potentiellement en petit groupes familiaux comprenant 2 à 3 individus en âge de se reproduire, 1 à 2 individus subadultes (1 an, mâle et/ou femelle), ainsi que les éventuels jeunes de l'année (le plus souvent de 2 à 3 dans notre terrain d'étude, voir Chap. 4.3.7). Il est ainsi possible de pouvoir compter jusqu'à 8 individus par terrier en mai-juin (P. Gabaz et J. Loset, comm. pers.). Un tel cas de figure n'a cependant été observé ou déduit qu'à de rares occasions. Il s'agissait principalement des terriers situés en bord de lac et de quelques terriers de plaine éloignés des routes cantonales. De manière générale, en liaison avec le faible taux de survie des blaireautins (Graf et Wandeler 1982a, Anderson et Trewhella 1985), avec l'impact important de la mortalité routière à certains terriers (voir Chap. 4.3.8) et les possibles mouvements de dispersion qui en résultent, il est rare de compter plus de 3 individus adultes ou subadultes par terrier. Suivant les années, certains TPB n'étaient habités, selon notre appréciation, que par un seul blaireau, voire par aucun individu. Les traces sporadiques de blaireaux observées correspondaient dans ces cas vraisemblablement à des visites ponctuelles par des animaux des terriers avoisinants.

Surface et périmètre des domaines vitaux sociaux

Nous avons pu déterminer la surface et le périmètre des domaines vitaux et des aires nodales de 5 unités sociales (Tabl. 5.15 et 5.16, Fig. 5.24). Ces paramètres ont été définis grâce au suivi et/ou aux localisations quotidiennes de 2 individus par groupe, à l'exception de celui de « Rueyres », où seule la femelle Cléo (F45) a pu être radiopistée. La taille des domaines sociaux varie ainsi de 43.0 à 270.9 ha (MCP 100%), pour une moyenne de 164.4 ± 83.4 ha. La valeur est toutefois plus élevée (210.1 ± 57.3 ha) si l'on fait abstraction du groupe de « Forel I » (milieu différent: zone agricole et bord de lac) et de celui de « Rueyres ». Les surfaces obtenues avec l'HMT 95% sont en moyenne de 7% inférieures, alors que celles calculées avec le MCP 95% sont de 30 à 35% plus petites. Aucun test statistique (Wilcoxon) n'a pu être appliqué en raison de la petitesse de l'échantillon (n = 5). La taille des domaines sociaux hypothétiques générés par la méthode de Dirichlet (Fig. 5.25) pour les 12 TPB

centraux (306.7 ± 309.0 ha) n'est pas statistiquement différente (Mann-Whitney, $n_1 = 3$, $n_2 = 12$, $U = 12.0$, $p = 0.45$) de celle obtenue par radio-pistage.

Tableau 5.15. Surface (ha) des domaines sociaux des blaireaux suivis par radio-pistage entre juillet 1999 et juillet 2002. MCP = Minimum Convex Polygon, HMT = Harmonic Mean Transformation, n_1 = nombre de localisations spatialement différentes, n_2 = nombre de localisations actives en surface. 100%, 95% et 50% indiquent le nombre de localisations considérées lors des analyses.

Groupe	n_1	MCP 100%	MCP 95%	n_2	HMT 95%	HMT 50%
Cugy I	180	157.1	96.6	201	105.9	17.6
Payerne	86	270.9	118.2	93	280.8	16.4
Morens	98	202.2	188.7	120	201.1	31.2
Forel I	81	43.0	39.6	123	37.3	10.1
Rueyres[1]	93	149.2	117.2	83	142.3	19.3
Moyenne I[2]	**108**	**164.5**	**112.1**	**124**	**153.5**	**18.9**
Moyenne II[3]	**121**	**210.1**	**134.5**	**138**	**195.9**	**21.7**

[1]un seul individu suivi (deux dans les autres groupes), [2]en tenant compte de tous les groupes (n = 5), [3]en éliminant les groupes de « Forel I » (milieu différent) et de « Rueyres » (donc n = 3)

Tableau 5.16. Périmètre (m) des domaines sociaux des blaireaux suivis par radio-pistage entre juillet 1999 et juillet 2002. MCP = Minimum Convex Polygon, HMT = Harmonic Mean Transformation, n_1 = nombre de localisations spatialement différentes, n_2 = nombre de localisations actives en surface. 100%, 95% et 50% indiquent le nombre de localisations considérées lors des analyses.

Groupe	n_1	MCP 100%	MCP 95%	n_2	HMT 95%	HMT 50%
Forel I	180	5716.1	3921.3	201	3879.1	1984.7
Payerne	86	6923.3	4651.4	93	6223.6	2188.4
Morens	98	5727.8	5539.2	120	5945.5	3810.9
Forel I	81	2541.0	2404.9	123	2936.3	1424.0
Rueyres[1]	93	4840.3	4393.3	83	4800.0	2457.3
Moyenne I[2]	**108**	**5149.7**	**4182.0**	**124**	**4756.9**	**2373.1**
Moyenne II[3]	**121**	**6122.4**	**4704.0**	**138**	**5349.4**	**2661.3**

[1]un seul individu suivi (deux dans les autres groupes), [2]en tenant compte de tous les groupes (n = 5), [3]en éliminant les groupes de « Forel I » (milieu différent) et de « Rueyres » (donc n = 3)

La taille des aires nodales (de 1 à 4 suivant les groupes, leur superficie étant additionnée) englobant 50% des localisations actives en surface s'est avérée extrêmement petite, puisqu'elle couvrait en moyenne 18.9 ± 7.7 ha (n = 5, min = 10.1 ha, max = 31.2 ha). Le rapport entre la surface globale des aires nodales et celle du domaine social déterminé par la méthode de l'HMT 95% correspondait ainsi seulement à 0.16 ± 0.08 (min = 0.06, max = 0.27).

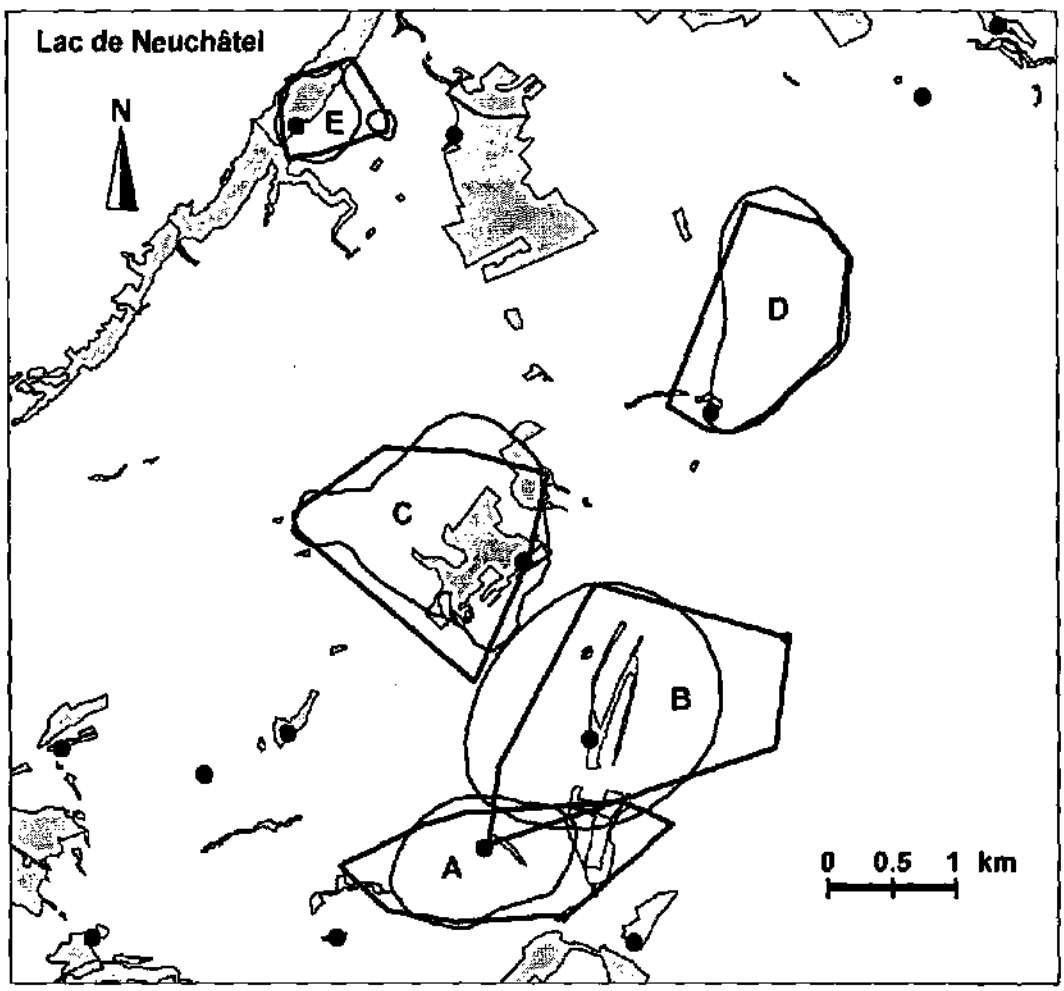


Figure 5.24. Distribution et configuration des 5 domaines sociaux déterminés au moyen du suivi en continu ou du pointage quotidien de 8 blaireaux différents: 5 femelles adultes, 1 jeune femelle, 1 mâle adulte (M16) et 1 mâle subadulte. La localisation des terriers principaux est indiquée par un point noir. Polygones = MCP 100%, « Ellipses » = HMT 95%, A = groupe de « Cugy I », B = groupe de « Payerne », C = groupe de « Morens », D = groupe de « Rueyres », E = groupe de « Forel I ».

Exclusion spatiale

La figure 5.24 présente la distribution spatiale des domaines sociaux des blaireaux étudiés dans la Broye. Elle suggère que les domaines vitaux des groupes sociaux ne se chevauchent pas, dévoilant même par endroits des zones non exploitées. On observe ainsi une sorte d'exclusion spatiale. Celle-ci n'est cependant peut-être que passive si l'on se base sur la distribution des latrines, qui n'ont été installées qu'à proximité des terriers, et non dans les zones « frontières ». Leur utilisation n'a été enregistrée qu'au printemps et, de manière plus modérée, en automne. De nombreuses crottes isolées déposées à même le sol (sentiers forestiers, lisières, chemins bétonnés,...) ont en revanche été découvertes en différents endroits des domaines vitaux (de manière générale plutôt au centre qu'en périphérie) pendant la période estivale.

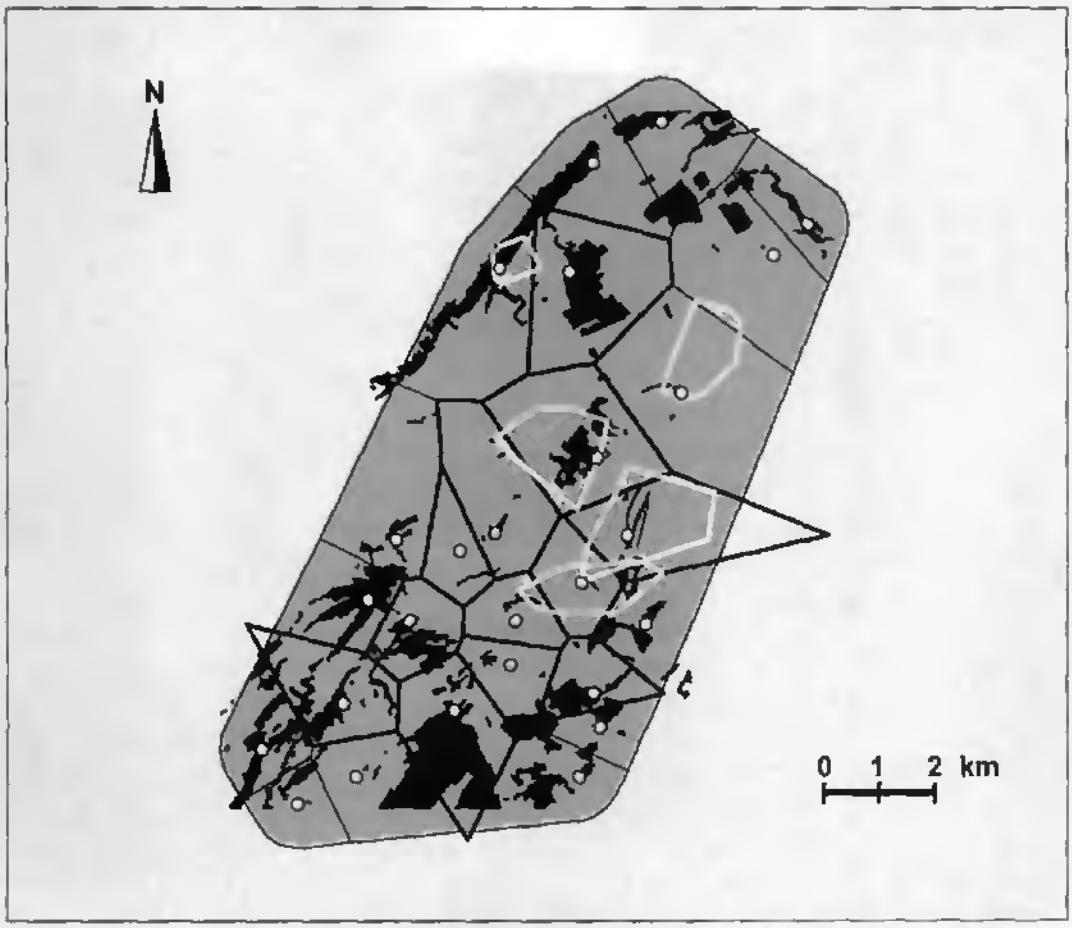


Figure 5.25. Distribution des 26 domaines sociaux hypothétiques des blaireaux générés selon la méthode de Dirichlet. Les 12 polygones situés en position interne sont signalés par un trait noir épais, alors que les 5 domaines sociaux définis grâce au radio-pistage (MCP 100%) sont délimités au moyen d'un trait blanc épais. La localisation des terriers principaux est indiquée par un point blanc. *Les zones noires correspondent quant à elles aux surfaces boisées.*

5.3.9. Mouvements inter-groupes

Deux des jeunes femelles âgées de 5 à 6 mois (Sassie, F36; Sarah, F31)) n'ayant pu être suivies (perte rapide du collier), et l'émetteur de la troisième (Cléo, F45) n'ayant fonctionné que pendant 3 mois, il ne nous a pas été possible de savoir si ces animaux ont dispersé du terrier natal. Des mouvements inter-groupes (animaux dénommés « erratiques » ci-dessous) ont toutefois été observés chez une femelle subadulte (Lili, F21) et deux femelles adultes (Gwendoline, F20; Mira, F46).

Mouvements de Lili (F21)

Lili a été capturée le 4 mai 2000 au terrier principal de « Chevroux II ». Cette femelle subadulte a été localisée le jour suivant au terrier de capture. Le 6 mai, en revanche, nous l'avons retrouvé après quelques heures de recherche en voiture alors qu'elle se reposait pendant la journée dans un champ de colza situé à 2.1 km de son lieu de capture (Fig. 5.26). Depuis ce moment-là, Lili a exploité durant un peu plus d'un mois une zone d'environ 130 ha centrée sur ce champ de colza et n'a utilisé aucun terrier (malgré la présence dans son domaine vital d'un terrier principal de renard, occupé il est vrai par une renarde et ses 5 petits). Elle a ensuite disparu à la mi-juin (dernière localisation effectuée le 14 juin), jusqu'à ce que M. P. Gabaz, surveillant de la faune, nous informe qu'elle avait été écrasée dans la nuit du 21 au 22 juillet près de Villars-le-Grand, c'est-à-dire à 7 km de son terrier de capture. Voici donc un exemple de changement de zone d'activité qui s'est soldé par la mort de l'individu.

Mouvements de Gwendoline (F20)

Le changement de groupe de Gwendoline a pu être encore mieux documenté, avec plus de succès pour l'animal cette fois-ci (Fig. 5.27). Cette femelle adulte de 2 ans a été capturée le 30 avril 2000 au terrier principal de « Morens ». Durant tout le mois de mai et la première quinzaine de juin (phase 1 = P1), elle exploita une zone de 113 ha et utilisa essentiellement le terrier principal (dans 88.1% des cas, n = 42) comme lieu de repos diurne. Le 17 juin, Gwendoline était encore localisée dans son terrier de capture. Le 18 juin en revanche, elle dormait dans le terrier principal de « Payerne ». Elle venait alors d'entamer sa phase d'erratisme (= PE). Suivie dans la nuit du 18 au 19 juin, cette femelle utilisa alors une petite zone centrée sur ce nouveau terrier, mais s'installa finalement pendant deux jours en lisière de forêt pour le repos diurne (ce gîte en surface est signalé par le point noir x dans la figure 5.27). Puis, dès le 20 juin, elle se déplaça vers l'Ouest pour exploiter plusieurs zones « appartenant » potentiellement aux animaux des groupes de « Bussy », « Cugy I » et « Cugy II ». Lors de cette période de prospection, Gwendoline n'a cependant jamais exploité les terriers principaux ou annexes des animaux des groupes susmentionnés. Du 18 juin au 9 juillet, elle couvrit une surface de 263 ha, et utilisa principalement des champs de blé et de maïs (92.9%, n = 14) pour se reposer durant la journée. Dès le 10 juillet, cette femelle refit une incursion, cette fois-ci définitive, dans le domaine de « Payerne ». Jusqu'au 7 août, elle n'utilisa toutefois qu'un terrier secondaire (signalé par le point noir y dans la figure 5.27) et à deux reprises des gîtes en surface (champ de blé et de

maïs) pour le repos diurne. Dès le 8 août, elle séjourna dans le terrier principal de « Payerne », en alternance avec un gîte situé dans une parcelle de maïs et un autre situé en lisière de forêt. Ainsi, entre le 10 juillet et le 19 août (n = 24 localisations), date à partir de laquelle son émetteur cessa de fonctionner, Gwendoline utilisa dans 87.5% des cas un terrier secondaire ou un gîte en surface, contre seulement 12.5% pour le terrier principal. Recapturée en 2001, et suivie du 19 mai au 30 juin (phase 2 = P2; n = 39 pointages quotidiens), Gwendoline utilisera cette fois-ci surtout le terrier principal (74.4%) comme lieu de séjour. Elle avait donc apparemment intégré le groupe de « Payerne ».

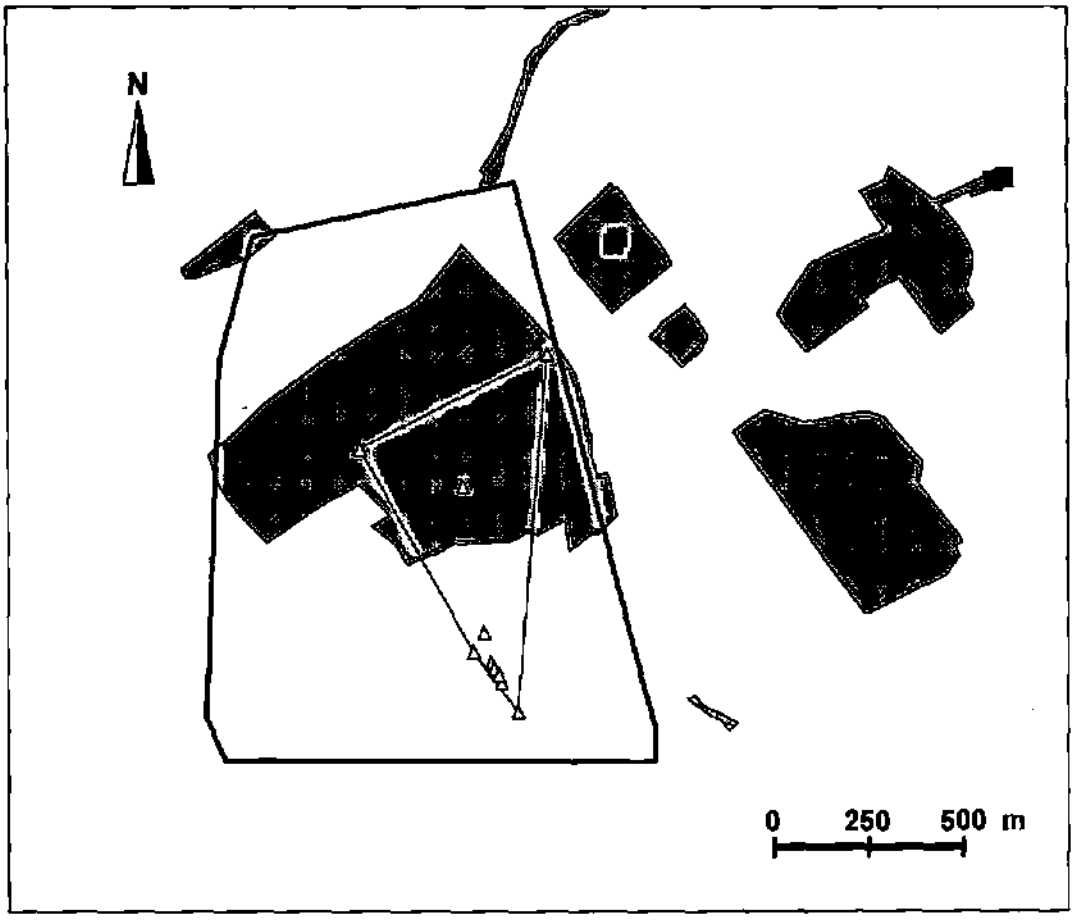


Figure 5.26. Distribution des 11 gîtes diurnes en surface utilisés par la femelle Lili (F45) entre le 6 mai et le 14 juin 2000, période pendant laquelle l'animal a été localisé à 34 occasions. La position des gîtes est indiquée par un triangle blanc, celle des terriers secondaires avoisinants (non utilisés) par un carré noir. Le polygone à ligne épaisse correspond au domaine vital (MCP 100%) défini avec toutes les localisations spatialement différentes de l'animal (n = 73), alors que le polygone à ligne fine représente la surface (MCP 100%) générée en considérant uniquement les sites de repos diurne.

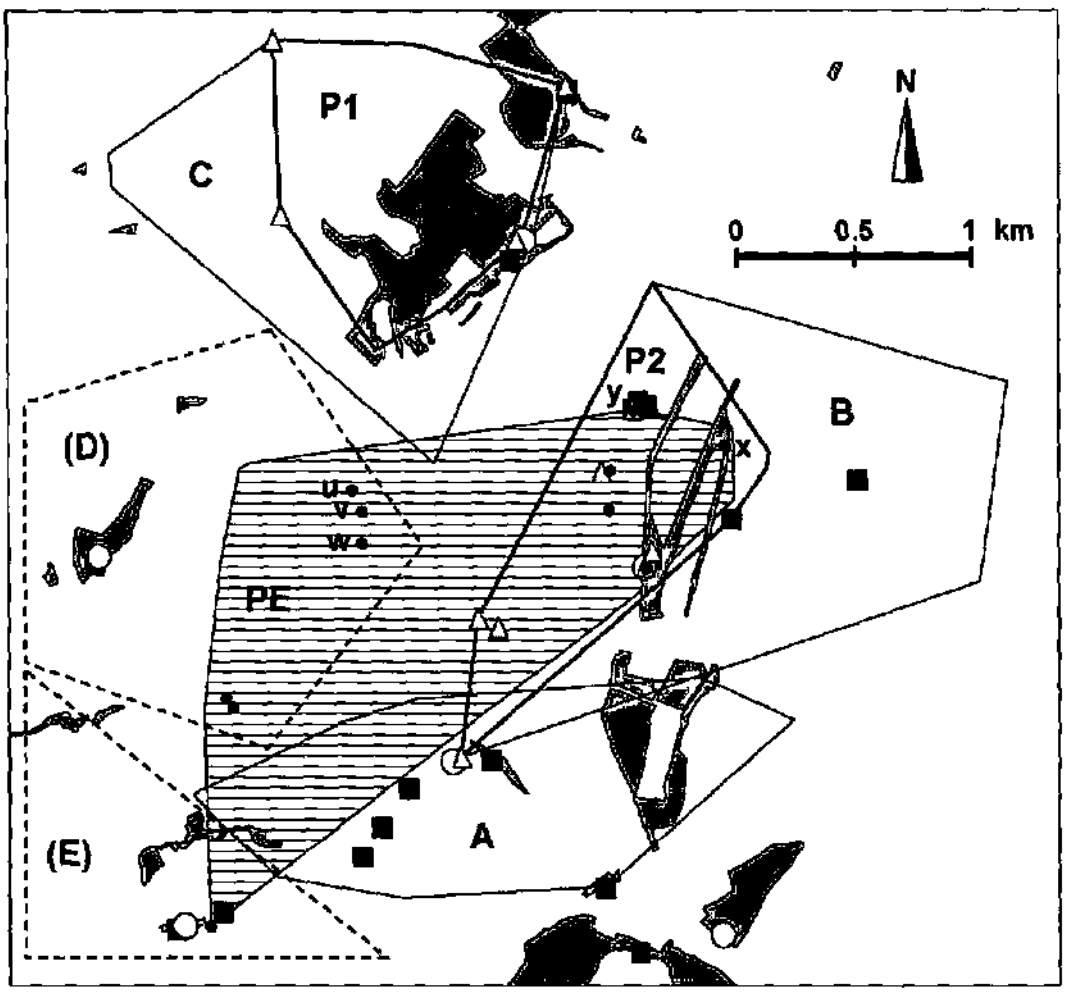


Figure 5.27. Évolution des mouvements de la femelle Gwendoline (F20). La localisation des terriers principaux est indiquée par un rond blanc, celle des terriers secondaires par un carré noir. Les gîtes exploités lors des phases 1 (P1; polygone à trait épais) et 2 (P2; polygone à trait épais) sont signalés par un triangle gris, ceux utilisés lors de la phase d'erratisme (PE; polygone hachuré) par des points noirs. Les gîtes signalés par u, v et w sont évoqués à la page 194, ceux indiqués par x et y à la page 208. Tous les domaines vitaux/sociaux ont été tracés avec la méthode du MCP 100%. A = domaine social de « Cugy I », B = domaine social de « Payerne », C = domaine social de « Morens », (D) = domaine social hypothétique de « Bussy », (E) = domaine social hypothétique de « Cugy II ».

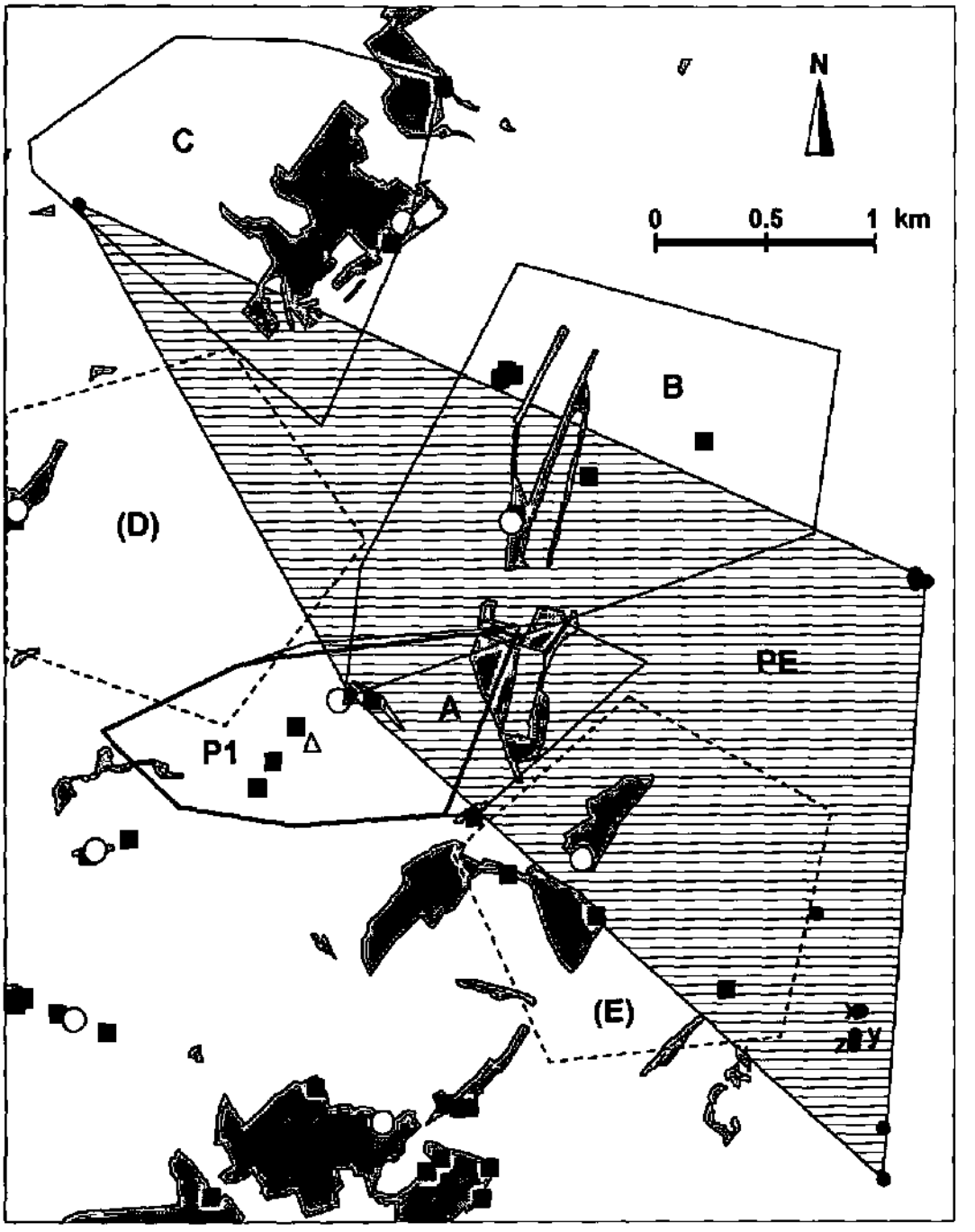


Figure 5.28. Évolution des mouvements de la femelle Mira (F46). La localisation des terriers principaux est indiquée par un rond blanc, celle des terriers secondaires par un carré noir. Les gîtes exploités lors de la phase 1 (P1; polygone à trait épais) sont signalés par un triangle gris, ceux utilisés lors de la phase d'erratisme (PE; polygone hachuré) par des points noirs. Les gîtes signalés par x, y et z sont évoqués à la page 194. Tous les domaines vitaux/sociaux ont été tracés avec la méthode du MCP 100%. A = domaine social de « Cugy I », B = domaine social de « Payerne », C = domaine social de « Morens », (D) = domaine social hypothétique de « Bussy », (E) = domaine social hypothétique de « Cugy III ».

Mouvements de Mira (F46)

La femelle Mira, dont l'âge a été estimé à 3 ans, a été capturée le 29 mars 2002 au terrier de « Cugy 1 ». Dès cette date, et jusqu'au 7 juillet (Phase 1 = P1; Fig. 5.28), elle exploita une zone de 117 ha centrée sur son terrier principal, où elle séjourna avec une grande fidélité (98.9% des localisations). Le 8 juillet, elle entama alors une phase d'erratisme qui la conduisit à visiter des zones « appartenant » potentiellement aux animaux des groupes de « Cugy III », « Payerne » et « Bussy ». Lors de cette période de prospection (n = 14 localisations), Mira n'a toutefois jamais exploité les terriers principaux ou annexes des animaux des groupes voisins. Elle utilisa principalement des champs de blé et de maïs (92.9%) ou retourna à une reprise dans son terrier d'origine pour se reposer durant la journée. L'utilisation de ces différents gîtes diurnes l'amena ainsi à explorer potentiellement une zone de 7.07 km^2 possédant un périmètre de 13.07 km. Mira fut écrasée près de Payerne dans la nuit du 5 au 6 août 2002.

Autres cas présumés de mouvements inter-groupes

Le cas du mâle subadulte Mangu (M31) est assez énigmatique, puisque cet animal a disparu le 24 juillet 1999, c'est-à-dire 3 jours après sa capture seulement, alors que son collier nous semblait en parfait état de marche. L'insuccès de nos recherches est peut-être dû au déplacement de cet individu sur une assez longue distance.

Deux autres cas présumés de changement d'unité sociale concernent des individus non marqués. En effet, suite à la mort (trafic routier) de la femelle adulte Nora (F22) le 23 juin 2001, nous avons placé des brindilles de bois devant les entrées du terrier principal de « Morens » afin de détecter la présence éventuelle d'autres blaireaux. Cependant, plus aucune activité n'a été enregistrée à ce terrier jusqu'au début du mois d'août (bâtonnets non déplacés, absence de traces, de poils, de grattis ou de crottes), période à laquelle des affûts nous ont permis d'observer deux nouveaux individus (adultes ou subadultes). Comme les blaireaux de ce territoire ne possèdent que deux terriers annexes, et que ceux-ci n'ont pas non plus été utilisés en juin-juillet 2001, il est possible que les deux animaux observés venaient de changer d'unité sociale. En effet, bien que l'on ne puisse pas exclure que ceux-ci aient passé tout l'été dans des cultures (blé, maïs) sans utiliser leur terrier principal, un tel comportement nous paraît peu probable, sauf justement pour des blaireaux erratiques en provenance d'un autre terrier principal (cas de Gwendoline et de Mira).

Différences entre blaireaux erratiques (BE) et résidents (BR)

Globalement, les 3 individus suivis lors de leur phase d'erratisme ont utilisé plus de gîtes en surface (9.67 ± 2.31) que les BR (4.75 ± 5.80, n = 8; Tabl. 5.10, p. 192). La différence observée n'était toutefois pas statistiquement significative (Mann-Whitney, U = 3.0, p = 0.09). De même, bien qu'ils aient utilisé moins de terriers (1.00 ± 0.00, n = 3) que les BR (2.38 ± 1.30, n = 8), l'écart n'est pas significatif (U = 4.5, p = 0.13). Les différences se manifestent en fait lorsque l'on considère le pourcentage d'utilisation des divers types de gîtes (Tabl. 5.11, p. 193). En effet, durant la journée

(n = 64 localisations), les BE se sont reposés en surface dans 93.4 ± 0.9% des cas, l'utilisation de terriers principaux n'intervenant qu'à de rares occasions (6.60%; aucun terrier secondaire n'a été utilisé). Les BR n'ont quant à eux été localisés dans des gîtes en surface que lors de 16.0 ± 0.9% des pointages quotidiens, contre 73.95 ± 28.17% pour les terriers principaux. Les différences observées quant à la fréquentation de ces deux types de gîtes par les BE et BR sont statistiquement significatives ($U = 0$, $p < 0.05$).

Les domaines vitaux des BE possédaient une surface moyenne de 365.8 ± 303.1 ha (n = 3), une valeur bien plus grande que celle observée chez les BR (110.6 ± 36.4 ha, n = 7). De même, la surface (77.5 ± 30.7 ha) et la distance moyennes (4'709.9 ± 2'054.2 m, n = 5) couverte/parcourue chaque nuit lors des phases de dispersion se sont avérées beaucoup plus grandes/longues que celles relevées sur des BR (surface: 28.0 ± 22.6 ha; distance: 3'077.1 ± 1'385.6 m; n = 26). La différence observée pour les surfaces nocturnes est statistiquement significative (Mann-Whitney, $U = 12.0$, $p < 0.01$), alors que seule une tendance a été enregistrée pour les deux autres comparaisons (domaines vitaux: $U = 2.0$, $p = 0.07$; distance: $U = 32.0$, $p = 0.08$). Il est probable qu'un plus grand nombre de données récoltées sur les BE aurait fourni des résultats significatifs.

Visites diurnes

Un seul des individus suivis par radio-pistage a effectué des mouvements extra-territoriaux de courte durée durant notre étude. En mai-juin 2001, la femelle Gwendoline (F20), appartenant alors au terrier de « Payerne » a en effet été localisée à 7 reprises (19-22 mai, 8 juin, 14 juin, 19 juin) durant la journée dans le terrier principal du groupe de « Cugy 1 », devant lequel elle avait d'ailleurs été recapturée le 19 mai. Notons à titre anecdotique qu'elle a dû, pour ce faire, obligatoirement emprunter un pont (un grand et/ou un petit) qui enjambe l'autoroute A1.

5.3.10. Influence de l'âge et des conditions météorologiques sur le comportement des blaireaux

Au delà des différences observées entre les blaireaux résidents et les animaux erratiques, nous avons voulu savoir si l'âge et les conditions météorologiques pouvaient influencer le comportement des blaireaux. Cependant, en raison de la durée réduite des périodes de radio-pistage, et par conséquent du faible nombre de suivis nocturnes en notre possession, nos résultats sont peut-être biaisés par l'effet de facteurs plus importants. Nous avons décidé de les exposer à titre indicatif. Pour les raisons évoquées, en revanche, ils ne feront pas l'objet d'une discussion.

Ainsi, il s'est avéré que les jeunes (n = 5 suivis nocturnes) ont présenté des périodes d'activité (PA) plus longues, et sont rentrés plus tard que les adultes et les subadultes (n = 22). Ils ont également fait plus de pauses, et celles-ci ont duré plus longtemps, que celles de leurs aînés (Mann-Whitney, $p < 0.05$ pour les 4 paramètres). Nous n'avons

pas jugé judicieux de fournir les valeurs moyennes et les écarts-types obtenus, ces résultats nous paraissant plus largement dépendants de la période de suivi (tous les jeunes ont été suivis en automne) que d'une réelle différence comportementale entre ces deux catégories d'individus.

Lors des nuits venteuses (n = 14), les blaireaux sont sortis moins de temps après le coucher du soleil (37 ± 23 minutes) que lors des nuits sans vent (80 ± 72 minutes, n = 10; Mann-Withney, $p < 0.05$). Ils sont également retournés plus souvent à des parcelles alimentaires précédemment exploitées lorsque le vent soufflait (10.9 ± 9.3% de parcelles revisitées) que lors des nuits calmes (3.0 ± 7.9%; $p < 0.05$). En revanche, sur les 633 localisations effectuées pendant les PA, le vent ne semble avoir eu aucune influence sur le taux d'activité des blaireaux (test exact de Fischer, $p > 0.05$). Celui-ci s'élevait en effet à 90.3% (n = 258) lors des nuits calmes, et à 93.3% (n = 375) en présence de vent.

Aucune différence d'horaire ou de comportement spatial n'a été observée chez les blaireaux lors des sorties effectuées par sol sec (n= 5) et celles réalisées lorsque celui-ci était humide ou mouillé (n = 19). Au contraire, durant les PA, les blaireaux ont été plus actifs par temps sec (93.4% de localisations actives, n = 486) que lorsque le sol était humide ou mouillé (87.8%, n =147; test exact de Fischer, $p < 0.05$).

La couverture nuageuse (beau, nuageux, couvert/pluie) ne semble pas avoir exercée d'influence sur les heures de sortie et de rentrée des blaireaux ou sur leurs déplacements (Kruskal-Wallis, $p > 0.05$), ni sur leur taux d'activité d'ailleurs (χ^2 d'homogénéité, d.l. = 2, $p = 0.76$). Soulignons pourtant que, lors de deux nuits de suivi où la pluie s'est mise à tomber, les blaireaux ont subitement quitté les champs de colza et de maïs qu'ils exploitaient, pour se rendre dans le pré le plus proche, et sans doute s'y nourrir de vers de terre (Kruuk *et al.* 1979) pendant 45 minutes et 1 heure 45 minutes, respectivement.

5.4. DISCUSSION

5.4.1. Animaux capturés et succèa de capture

Le succès de capture obtenu dans notre étude (173 unités-pièges/prise) est faible, mais correspond environ à celui obtenu par Ferrari (1997) lors de son travail de thèse près de Neuchâtel (124 unités-pièges/prise). À la Chaux-d'Abel (milieu montagnard), en revanche, les blaireaux ont été plus difficiles à capturer (1000 unités-pièges/prise, Ferrari op. cit.). En Autriche, dans les montagnes du Tyrol, Kollinski (2000) estime qu'il faut au moins 140 unités-pièges pour capturer un blaireau.

D'une manière générale, il paraît judicieux d'affirmer que le succès de capture dépend étroitement de la densité de population (Pigozzi 1988). Par exemple, en 3 ans de piégeages intensifs dans le parc national de Doñana (sud de l'Espagne), Rodríguez *et al.* (1996) n'ont pu capturer que 6 blaireaux. Avec 0.4 individu/100 ha, cette région

possède une densité de population parmi les plus faibles d'Europe. À l'inverse, Rogers *et al.* (1997b) qui ont étudié la démographie des blaireaux dans une population de très haute densité (25.3 individus/100 ha) dans le Sud-Ouest de l'Angleterre (comté de Gloucester), signalent 2919 captures/recaptures en 16 ans d'étude, c'est à dire 182 individus par année. Comme on pouvait s'y attendre, la plupart des études effectuées dans des populations de faible à moyenne densité ont livré des résultats intermédiaires. Ainsi, en 2 ans d'études, O'Corry-Crowe *et al.* (1993) ont capturé 35 blaireaux en République d'Irlande, contre 21 pour Seiler *et al.* (1995) en Norvège. En Angleterre, Kruuk (1978a) signale 23 captures en 3 ans, un succès très similaire à celui obtenu par Shepherdson *et al.* (1990) (25 captures) pendant le même laps de temps, mais inférieur aux 69 blaireaux piégés par Cresswell et Harris (1988a) en 6 ans. Les résultats obtenus durant notre travail de recherche (20 captures en 5 ans) sont ainsi révélateurs de la faible densité de ces mustélidés dans la Broye.

Nos données indiquent clairement que les mois de juin et juillet ne sont pas favorables pour la capture des blaireaux. Comme les pièges n'ont été posés qu'aux alentours des terriers principaux, il est probable que le succés de capture dépende dans une large mesure de l'intensité des va-et-vient des animaux à proximité de ces terriers. Or celle-ci est directement influencée par plusieurs facteurs: l'activité de creusage, l'activité sexuelle et l'utilisation de gîtes diurnes alternatifs. L'activité de creusage et l'activité sexuelle (révélée indirectement par l'utilisation des latrines: Kruuk 1978a, Roper *et al.* 1986) présentent justement des pics marqués au printemps et, de manière moins prononcée, en automne (voir Chap. 3.3.4; Neal et Cheeseman 1996), ce qui semble fournir une bonne explication au patron observé. Par ailleurs, deux autres phénomènes peuvent contribuer à renforcer ou respectivement diminuer l'intensité de l'activité des animaux dans l'entourage des TPB. D'un côté, nos observations ont montré que les blaireaux étudiés ont tendance à utiliser plus fréquemment des terriers secondaires ou des gîtes en surface à partir de fin mai, et ceci jusqu'en automne. Il y aurait donc là une explication à la baisse du succès de capture en juin-juillet. À l'inverse, le mois d'août pourrait bien correspondre à la période où les animaux dispersants choisissent définitivement un terrier pour s'établir après une phase de prospection (cas de Gwendoline, et peut-être de deux autres animaux non marqués).

La baisse du succès de capture des blaireaux à l'échelle inter-annuelle suggère quant à elle que ces mustélidés ont peut-être développé une plus grande méfiance vis-à-vis de nos pièges, ceci notamment si certains individus ont occupé les terriers durant la plus grande partie de notre travail d'étude (3 à 5 ans). Ce dernier point semble tout à fait plausible, car malgré le fort taux de mortalité routière (voir Chap. 4.3.8), un grand pourcentage des cadavres analysés étaient âgés de 3 ans et plus (voir Chap. 4.3.5). Il n'est pas à exclure non plus que les nombreuses visites de terriers effectuées en 2001 et 2002 pour la récolte d'indices (voir Chap. 3.2.4) aient incité les animaux à une plus grande prudence lors de leurs déplacements aux alentours des terriers. Dans la même optique, le trés faible succès de capture obtenu en 2003 (892 unités-pièges/prise) pourrait aussi être dû en partie aux plus grands dérangements (nombreux va-et-vient et échanges oraux d'informations) engendrés autour des terriers de janvier à juin dans le cadre de plusieurs prises de données écologiques (voir Chap. 3.2.2). Les changements

de signaux (passage du repos à l'activité) enregistrés sur des animaux équipés de colliers-émetteurs indiquent en effet très clairement que les blaireaux peuvent percevoir des sources de bruit (et donc potentiellement de dérangement) venant de l'extérieur, ceci d'autant plus lorsque celles-ci ne sont pas seulement ponctuelles. Le succès de capture des renards, relativement bon et stable tout au long de notre étude (en moyenne 115 unités-pièges/prise), pourrait alors s'expliquer par le fait que ces canidés occupent les terriers de façon moins prononcée que les blaireaux (voir Chap. 3.3.3), raison pour laquelle ils ont peut-être été moins sensibles à nos fréquents passages. De plus, d'un point de vue démographique, de nombreux auteurs (Artois 1989, Meia 2003, entre autres) signalent qu'une grande majorité des renards ne passent pas le cap de la troisième année de vie (mortalité routière, chasse), si bien que le « turn-over » des animaux aux différents terriers doit être tel que rares sont probablement les individus qui aient eu le temps de « s'accoutumer » à la présence de nos pièges.

A l'inverse des collets, les chatières se sont révélées peu efficaces pour capturer des blaireaux, raison pour laquelle leur emploi a été presque totalement abandonné dès la deuxième année de travail de terrain. Cet état de fait ne nous a pas surpris, car les trois précédentes études de longue durée réalisées en Suisse sur ce mustélidé (Graf *et al.* 1996; Ferrari 1997; K. Hindenlang, comm. pers.) ont montré que s'il est vrai que les jeunes animaux se laissent plus facilement capturer dans des cages grillagées en raison de leur « naïveté » et de leur grande curiosité, ces trappes ne sont pas adaptées pour le piégeage des adultes qui font preuve d'une plus grande méfiance. Soulignons tout de même que cette méthode a apporté des résultats plus que satisfaisants dans d'autres pays. Ainsi, en Ecosse et en Irlande, en moyenne 5 à 7 unités-pièges ont suffi à Parish et Krunk (1982) et à Sleeman et Mulcahy (1993), respectivement, pour capturer un blaireau, ceci indépendamment de leur âge. Dans la forêt de Wytham, près d'Oxford, où les blaireaux présentent une forte densité, l'utilisation massive des cages grillagées aurait quant à elle permis de marquer la totalité des individus de la population en 2 ans (Da Silva *et al.* 1994).

5.4.2. Animaux suivis et efficacité des colliers-émetteurs

Les différents problèmes relatifs au radio-pistage survenus lors de notre étude ont conditionné dans une large mesure la quantité de données qui a pu être récoltée sur l'activité et l'utilisation de l'espace par les blaireaux. En effet, la plupart des animaux n'ont pu être suivis que pour de très courtes périodes, voire même pas du tout. Nous avons vu qu'il y avait plusieurs raisons à cela: a) l'inexpérience lors de la pause du premier collier (celui-ci n'était pas suffisamment serré et a été perdu après 1 jour seulement), b) la difficulté de poser des colliers sur de jeunes blaireaux (2 cas), c) la pose d'un « collier-test » à antenne interne inadapté à notre terrain d'étude (1 cas), d) la mort des animaux suite à une collision avec un véhicule (4 cas), e) la difficulté de retrouver un animal erratique (1 cas) et f) la lanière du collier s'est/a été déchirée (1 cas). Par ailleurs, 3 individus – dont 2 très âgés – n'ont pas supporté l'anesthésie.

Si de tels problèmes sont sans conteste inhérents à tout travail de recherche incluant la méthode du radio-pistage, nous sommes par contre surpris de la durée de vie très courte des émetteurs confectionnés par Wildlife Materials. En effet, ceux-ci s'étaient avérés particulièrement efficaces dans des études précédentes menées sur le renard (Meia 1994) et sur le blaireau (Ferrari 1997). Dans ce dernier travail, par exemple, la durée de vie moyenne des émetteurs s'élevait à 223 jours (n = 11). Comment donc expliquer une telle différence avec notre étude (1½ à 4½ mois, n = 8) ? Nous avons peut-être une réponse à cette question. En calculant la durée moyenne de vie des colliers en fonction du sexe de l'animal, on obtient les valeurs suivantes dans l'étude de Ferrari (op. cit.): 307 jours pour les mâles (min = 75, max = 635, n = 7) et 100 jours pour les femelles (min = 44, max = 212, n = 4). Or, à l'exception du mâle M14 (qui a perdu son collier en raison d'un défaut de confection de la lanière), nous n'avons capturé et équipé de colliers que des femelles. Dans ce contexte, la durée de vie des colliers observée dans notre étude est conforme à celle enregistrée par Ferrari (op. cit.). Pourquoi observe-t-on alors une telle différence entre les mâles et les femelles ? Une explication possible réside peut-être dans les morsures aux femelles infligées par les mâles lors de phases d'excitation sexuelle et de la copulation (Neal et Cheeseman 1996). Cette supposition est renforcée par les nombreuses croûtes et plaies observées au niveau du cou chez de nombreuses femelles capturées ou victimes du trafic routier. De telles morsures à répétition sont ainsi susceptibles d'entraîner assez rapidement la cassure de l'antenne puis, suite à l'infiltration d'eau, un dysfonctionnement du système d'émission. L'antenne était effectivement cassée sur 4 des 5 colliers portés par des femelles et que nous avons pu récupérer. De plus, le seul collier qui possédait encore son antenne provenait d'une femelle subadulte (Lili) en phase d'erratisme, et donc peu susceptible de recevoir les attentions d'un mâle. Nous n'avons pas pu vérifier si l'antenne subsistait plus longtemps sur les mâles. En effet, parmi les 7 mâles capturés, l'un n'était âgé que de 3 mois, un autre a été écrasé après une semaine, le collier du troisième a cessé de fonctionner après quelques jours (problème de batteries ou de circuit électronique), un subadulte semble avoir quitté très rapidement le terrier de capture, et deux autres sont décédés suite à l'anesthésie. Le seul mâle suivi – un subadulte – a perdu quant à lui son collier après un mois et demi. Nous avons alors constaté que son antenne était aussi cassée, mais ceci ne contredit en rien notre hypothèse, car les mâles subadultes sont susceptibles de se faire « harceler » par les mâles dominants (Neal et Cheeseman 1996).

5.4.3. Activité

Comme la plupart des Carnivores sauvages d'Europe (Macdonald 1995, Hainard 1997), le blaireau a des mœurs essentiellement nocturnes et crépusculaires. Des observations d'animaux actifs en pleine journée ont été signalées, mais elles concernent principalement des régions où l'activité humaine est faible, voire absente, ou sont le fait d'animaux malades (Neal et Cheeseman 1996). Selon Neal et Cheeseman (1996), les rythmes d'activité des blaireaux dans une zone donnée sont soumis à l'influence de divers facteurs humains et écologiques, comme l'alternance

des saisons, les conditions météorologiques (température, vent, état du sol, etc.), le type d'habitat fréquenté (structure paysagère, couvert végétal) ou la disponibilité de nourriture. Ils dépendent également de l'état physiologique des animaux (faim, activité sexuelle).

De manière générale, les périodes d'activité commencent après le coucher du soleil et se terminent avant l'aube. Elles sont souvent précédées, respectivement suivies, par une phase d'activité souterraine plus ou moins longue, période assurant en quelque sorte la transition entre le repos au gîte et l'activité en surface, ou vice versa. Les variations observées dans la Broye quant au début de la phase d'activité en surface des blaireaux (de 30 minutes avant à 4 heures après le coucher du soleil) ont également été enregistrées dans d'autres études (Ferrari 1997, Zabala *et al.* 2002b, Kowalczyk *et al.* 2003a). De manière générale, l'heure de sortie des blaireaux peut être influencée par plusieurs facteurs (Lloyd 1968): la durée du jour, l'intensité lumineuse, le degré de couverture végétale autour du terrier, les conditions météorologiques, la quantité de nourriture disponible, le caractère individuel et le rang social des occupants du terrier, et bien sûr les dérangements engendrés par d'autres animaux ou par l'Homme (Lindsay et Macdonald 1985). Ainsi, en Angleterre, durant les mois d'été, l'émergence des blaireaux vivant en zone suburbaine est retardée d'une heure environ en comparaison avec les populations rurales (Harris 1982). Pour ce qui est de notre étude, les blaireaux sortent significativement plus tôt en automne, mais présentent une tendance à quitter leur terrier moins de temps après le coucher du soleil en été (en moyenne 30 minutes). La même tendance est observée pour les heures de rentrée, puisque celle-ci intervient en moyenne moins de temps (30 minutes) avant le lever du jour en été.

Dans l'ouest de la Suisse, Ferrari (1997) souligne que, sur l'ensemble de l'année, la durée moyenne des périodes d'activité s'élève à 6.6 heures en zone agricole de plaine, une valeur très proche de celle que nous avons obtenue dans la Broye (6.7 heures). En zone montagneuse en revanche, les blaireaux s'activent en moyenne 8.1 heures par nuit. Des valeurs similaires sont reportées par Kowalczyk *et al.* (2003a) dans la forêt primaire de Bialowieza (8.2 heures) et par Rosalino (2004) dans les montagnes de Grândola au Portugal (8.3 heures). Dans le Pays Basque espagnol, les blaireaux s'activent en moyenne entre 5.7 et 7.9 heures suivant les saisons (Zabala *et al.* 2002b). Pour finir, dans le Parc National de Doñana, les périodes d'activité atteignent une durée moyenne record de 9.7 heures, avec un maximum de 20 heures en une journée (Revilla et Palomares 2002b). Il est intéressant de constater que les durées les plus courtes sont observées dans des milieux supposés riches en nourriture (zones rurales d'Europe centrale), alors que les sorties les plus longues ont été enregistrées dans des milieux où les conditions climatiques sont défavorables (froid ou aridité), et l'offre alimentaire plus faible. Tout comme les autres auteurs, nous avons enregistré des variations saisonnières dans la durée des périodes d'activité. Les sorties les plus longues peuvent être observées indifféremment au printemps, en été ou en automne, suivant les régions. Là encore, il semblerait que l'offre alimentaire à l'échelle saisonnière puisse jouer un rôle important. Ainsi, en Pologne, Kowalczyk *et al.* (op. cit.) ont remarqué que la durée des sorties était inversement corrélée avec l'abondance

saisonnière en vers de terre. Paradoxalement, une abondance en nourriture pourrait produire l'effet inverse. Ainsi, dans la Broye, les sorties durent presque trois heures de plus en automne qu'au printemps, et une heure de plus qu'en été. Selon nous, durant l'automne, les blaireaux profitent de la disponibilité d'un aliment très nutritif comme le maïs, couplée avec la plus longue durée de la nuit, pour accumuler un maximum de graisses sous-cutanées en prévision de la période hivernale. Un tel besoin ne se fait pas encore ressentir lors du printemps, période à laquelle les nuits sont aussi longues, mais les ressources alimentaires moins favorables. Le patron estival, caractérisé par des PA de durée intermédiaire, des sorties peu de temps après la tombée de la nuit, et des rentrées juste avant le lever du soleil, doit donc se concevoir comme un compromis entre la durée de la nuit et la nécessité d'accumuler des réserves de graisse. Nous ne disposons d'aucune donnée pour l'hiver. Près de Neuchâtel, Ferrari (1997) note que les animaux n'y quittent leur terrier que pour de courts laps de temps (moins de 3 heures), les escapades de longue durée étant rares (Neal et Cheeseman 1996). L'activité est tellement réduite pendant la saison froide que le pourcentage de nuits sans sortie peut avoisiner les 40% (Ferrari op. cit.). Notons cependant que, contrairement à une opinion répandue, les blaireaux n'hibernent pas. Les longues périodes sans sorties (plusieurs jours, voire même plusieurs semaines) observées lors des périodes de gel nocturne (Lindsay et Macdonald 1985) ou dans les pays nordiques, couplées à une baisse de la température corporelle de 2 ou 3 degrés seulement, doivent plutôt être considérées comme un repos hivernal (Fowler et Racey 1988, Bevanger et Broseth 1998). Une revue récente de la littérature sur le cycle annuel d'activité des blaireaux et sur les variations pondérales à travers l'Eurasie a montré que l'accumulation de graisses et la durée du repos hivernal dépendait fortement du climat – défini par la température moyenne en janvier (Kowalczyk *et al.* op. cit.). Dans les régions aux climats chauds, les blaireaux sont actifs tout au long de l'année et leur masse corporelle ne change que légérement, alors que dans les régions caractérisées par des hivers longs et rigoureux, les blaireaux doublent de poids entre le printemps et l'automne, et restent inactifs jusqu'à 6 mois par année.

Alors qu'en Ecosse (Kruuk 1989), en Pologne (Kowalczyk *et al.* 2003a) et au Portugal (Rosalino 2004) les blaireaux s'activent tout au long de la nuit, plusieurs auteurs ont signalé comme nous la présence de pauses interrompant la période d'activité en surface des animaux (Ferrari 1997, Zabala *et al.* 2002b). Les animaux peuvent alors regagner un terrier (comportement très rare dans la Broye), ou simplement se reposer en forêt, dans des champs de céréales ou encore dans des haies et des buissons, les pauses intervenant très souvent dans ou à proximité de la parcelle précédemment exploitée. Dans la zone périurbaine de Bristol, par exemple, chaque individu consacre entre 30 minutes et 2 heures au repos par nuit. La durée de ces pauses est minimale de mai à juillet et maximale de décembre à février (Harris 1982). Près de Neuchâtel, les phases de repos ne durent en moyenne que 45 minutes, cette valeur ne subissant aucune variation significative d'une saison à l'autre (Ferrari op. cit.). Dans la Broye, des pauses interviennent lors de 63% des nuits. La durée des pauses, en moyenne 30 minutes, n'a pas non plus varié de manière significative au fil des saisons. En compensation, le temps total consacré au repos chaque nuit est trois fois plus important

en automne (60 minutes) que lors des deux autres saisons étudiées (20 minutes). Ces disparités régionales représentent probablement des réponses fonctionnelles des animaux face à l'influence de nombreux facteurs tels que le climat ou le dérangement humain, mais avant tout les besoins alimentaires et la disponibilité des proies. Par exemple, les blaireaux écossais, qui se nourrissent principalement de vers de terre, doivent fournir un effort considérable pour satisfaire leurs besoins alimentaires. En comparaison avec les deux populations étudiées en Suisse, les animaux de Bristol, qui vivent dans un milieu riche en nourriture, sont sans doute en mesure de se procurer plus rapidement leur ration quotidienne, si bien qu'ils peuvent consacrer plus de temps au repos nocturne. Le même raisonnement peut être tenu à l'échelle saisonniére dans le cas de la Broye, l'exploitation d'une ressource abondante et profitable comme le maïs (Roper *et al.* 1995) durant l'automne permettant vraisemblablement aux animaux de se reposer plus souvent et/ou plus longtemps que lors des autres saisons.

5.4.4. Grandeur et caractéristiques des domaines vitaux

Les surfaces exploitées par les blaireaux dans la Broye sont comprises entre 50 et 150 ha. Même si ces valeurs découlent du suivi des animaux pendant une saison seulement (printemps, été ou automne), il est probable que la taille des domaines vitaux annuels ne se situe pas au delà de 100 à 200 ha. Ces grandeurs s'expliquent par un habitat favorable au niveau alimentaire. En effet, plusieurs études ont montré que la taille des domaines vitaux des blaireaux varie considérablement d'une région à l'autre et que l'origine de ces variations repose vraisemblablement sur les différences locales dans l'abondance et la distribution spatiale des ressources alimentaires. Ainsi, dans les contrées riches en nourriture, comme dans le sud de l'Angleterre, les animaux se contentent de surfaces de l'ordre de 20 à 50 ha (Cheeseman *et al.* 1987). Par contre, dans les régions où les conditions climatiques limitent sérieusement l'offre alimentaire, les domaines vitaux atteignent facilement plusieurs centaines d'hectares en moyenne: 320 ha dans les zones montagneuses du Jura (Ferrari 1997), 414 ha dans la forêt boréale norvégienne (Broseth *et al.* 1997b), ou encore de 200 à 900 ha dans les milieux arides méditerranéens (Rodriguez *et al.* 1996, Revilla et Palomares 2002b, Rosalino 2004). Une étude menée quant à elle par Bock (1987) dans une zone montagneuse d'Allemagne a montré qu'un animal utilisait un espace de 1'000 ha, soit près de dix fois plus que la moyenne observée dans la Broye (115 ha). De plus grands domaines vitaux encore ont été enregistrés en Pologne (2'440 ha; Kowalczyk *et al.* 2003a). Par ailleurs, certains de ces travaux ont mis en évidence que la productivité du milieu est un facteur si important que la superficie des domaines vitaux peut même varier significativement à l'échelle locale (Ferrari op. cit., Revilla et Palomares op. cit., Rosalino op. cit.).

Ainsi, tout comme c'est le cas chez plusieurs espèces (Macdonald 1983, Kruuk et Macdonald 1985), la taille des domaines vitaux ou des territoires des blaireaux peut varier sur une large échelle. Toutefois, même s'il est d'usage de définir le domaine vital annuel moyen pour un blaireau donné, il est important de souligner que l'animal

n'utilise pas cet espace avec la même intensité au cours de l'année, tant au niveau de la proportion de surface exploitée que des zones visitées. Ainsi, les domaines vitaux les plus petits sont observés en hiver, conformément à la baisse généralisée de l'activité extérieure typique de cette saison. Dans les faubourgs de Bristol, par exemple, les blaireaux se contentent de 10 ha en hiver (Cresswell et Harris 1988a). Mais la taille des domaines vitaux est nettement plus grande au cours des autres saisons: 51 ha au printemps, 30 ha en été et 34 ha en automne. Dans le Jura suisse, les différences saisonnières sont encore plus marquées: 4 ha en hiver, 182 ha au printemps, 216 ha en été et 326 ha en automne (Ferrari 1997). Par ailleurs, au sein du territoire de groupe (voir Chap. 5.4.8), les membres de la cellule sociale peuvent se tolérer lors de la recherche de nourriture et utiliser des domaines qui se recouvrent largement (Kruuk 1978a) ou alors exploiter différents secteurs du territoire commun (Kruuk et Parish 1987, Kruuk 1989).

5.4.5. Déplacements

Tout comme c'était le cas pour les domaines vitaux, la distance parcourue en une nuit par les blaireaux peut grandement varier en fonction des conditions trophiques régnant dans un milieu particulier. En Suisse, à la Chaux d'Abel, les blaireaux ont ainsi parcouru entre 0 et 9'500 m lors de leurs sorties nocturnes, les valeurs moyennes saisonnières variant entre 4'600 et 6'000 m (Ferrari 1997). En milieu cultivé de plaine, où les ressources alimentaires sont plus riches et plus facilement accessibles (colza, blé, maïs), la valeur moyenne annuelle est légèrement supérieure à 3'200 m (Ferrari op. cit.). D'importantes variations saisonnières peuvent cependant être enregistrées. En plaine, les trajets nocturnes moyens sont minimaux en hiver (800 m) et maximaux en été (4'500 m). Au printemps et en automne, ils sont similaires et s'élèvent à 3'300 m environ. Notre terrain d'étude étant assez semblable à celui choisi par Ferrari (op. cit.), nous ne sommes pas étonné de constater que les distances que nous avons obtenues avoisinent en moyenne 3'300 m. En Espagne et au Portugal, par contre, où le climat aride implique une offre alimentaire plus faible, les distances parcourues chaque nuit s'approchent de 4'500 m. Hors période de rut (mâles) et d'élevage (femelles avec jeunes exceptées), il semblerait que le sexe de l'animal n'ait que peu d'influence sur la longueur des déplacements. Il existe en revanche, comme nous l'aurons compris, une corrélation positive entre la longueur des déplacements et la taille du domaine vital (Seiler *et al.* 1995, Rodriguez *et al.* 1996). Par exemple, les blaireaux « britanniques », qui possèdent souvent de petits domaines vitaux, parcourent donc des distances plus réduites. Ainsi, dans le comté de Gloucester, les trajets nocturnes des animaux mesurent entre 1'000 et 1'600 m selon les individus (Brown *et al.* 1993). À Bristol, la moyenne des distances parcourue chaque nuit correspond à environ 2'300 m (Harris 1982). Les domaines vitaux observés dans ces deux sites d'étude sont extrêmement petits, puisqu'ils sont de l'ordre de 20 à 30 ha. Selon les observations de divers auteurs (Ferrari 1997, Harris 1982), la distance parcourue quotidiennement par les blaireaux diminue significativement au cours de l'hiver. Les causes de cette diminution sont

cette fois-ci à chercher dans la baisse globale d'activité extérieure relevée pendant la saison froide (voir Chap. 5.4.3).

Les vitesses de déplacement observées dans le cadre de notre étude (de 0.2 à 0.9 km/h, en moyenne 0.5 km/h) correspondent parfaitement à celles calculées par Revilla *et al.* (2002b) dans le sud de l'Espagne (de 0.1 à 1.0 km/h, en moyenne 0.3 km/h). Elles sont toutefois inférieures à celles obtenues par Ferrari (1997) en milieu cultivé de plaine (0.9 km/h) et en montagne (1.1 km/h). Neal et Cheeseman donnent quant à eux des fourchettes de l'ordre de 0.6 à 0.8 km/h.

5.4.6. Utilisation des terriers et des gîtes en surface

Les blaireaux possèdent généralement plusieurs gîtes diurnes à l'intérieur de leurs domaines vitaux (Kruuk 1978a, Neal et Cheeseman 1996), et leur occupation varie en fonction des saisons (Roper et Christian 1992, Broseth *et al.* 1997a). Ces observations ont pu être confirmées dans notre étude, puisque les blaireaux suivis par radio-pistage ont utilisé, en plus du terrier principal, entre 1 et 3 terriers secondaires. Ceci correspond relativement bien au nombre moyen de terriers secondaires (3.8) par terrier principal, compte tenu du fait que les animaux ont été suivis pour de courtes périodes, que certains gîtes ne sont peut-être que visités (et habités par des renards), et qu'habituellement les unités sociales sont constituées de 2 à 4 animaux (ceux-ci n'utilisant pas forcément chacun tous les terriers: Kowalczyk *et al.* 2004). Bien que nous n'ayons pas récolté suffisamment de données à ce sujet, il semblerait que l'utilisation des terriers secondaires soit maximale en été et en automne. Une telle observation pourrait s'expliquer par le fait que ces gîtes annexes servent de lieux de séjour diurne lorsque les animaux se nourrissent à grande distance du terrier principal et/ou exploitent des ressources alimentaires ponctuellement disponibles en bordure de leur domaine. Cette explication est plausible, car c'est généralement en été et en automne que les blaireaux parcourent les plus grandes distances et possèdent les domaines vitaux saisonniers les plus grands (Chap. 5.3.5, Ferrari 1997). Néanmoins, nous verrons plus loin une explication alternative à ce phénomène.

En plus des terriers susmentionnés, nous avons eu la grande surprise de constater que les blaireaux utilisent de nombreux gîtes en surface. Même si ce phénomène a également été constaté par d'autres auteurs, il s'agissait soit d'un comportement occasionnel concernant plusieurs individus (Harris 1982, van Teeffelen *et al.* 2001), soit d'un comportement fréquent présenté par un ou deux blaireaux seulement et prenant place dans des zones reculées (Rodríguez *et al.* 1996). Or, dans notre étude, non seulement tous les individus suivis ont utilisé des gîtes en surface, mais en plus ces derniers étaient souvent situés à proximité de sources potentielles de dérangement (routes, habitations, fermes). Ces résultats sont d'autant plus surprenants qu'un tel comportement n'a jamais été observé dans les trois autres études télémétriques réalisées en Suisse sur le blaireau (Graf *et al.* 1996: Berne; Ferrari 1997: Neuchâtel et la Chaux d'Abel; K. Hindenlang, comm. pers.: Zurich).

En admettant que les femelles Lili, Gwendoline et Mira aient utilisé presque exclusivement des gîtes en surface en raison de leur phase d'erratisme, une telle explication ne peut être invoquée pour les autres individus. On pourrait dans ce cas de figure imaginer que les animaux résidents aient alors utilisé les gîtes en surface lorsque leurs pérégrinations nocturnes les ont mené à forte distance du terrier le plus proche. Ils auraient dans ce cas préféré se reposer en surface plutôt que de rejoindre un terrier éloigné au petit matin. Bien que séduisante, cette hypothése perd toute sa crédibilité si l'on considère le fait que plusieurs gîtes en surface se situaient à 100 m au maximum du terrier le plus proche. La véritable explication pourrait bien être la suivante. Butler et Roper (1996) ont montré que des blaireaux ayant subi un traitement anti-parasitaire changeaient moins fréquemment de chambres ou de gîtes que des animaux infestés par des ectoparasites. Aussi, est-il possible que les animaux de notre terrain d'étude aient utilisé fréquemment des terriers secondaires et des gîtes en surface comme moyen de défense contre les ectoparasites. Un cas extrême est représenté par la jeune femelle Cléo qui, infestée de tiques lors de sa capture, a ensuite occupé 11 chambres différentes dans son terrier principal, 3 terriers secondaires et 18 gîtes en surface. Cette hypothèse est également soutenue par les changements fréquents de chambre par les individus occupant le terrier principal (en moyenne tous les 2 jours).

5.4.7. Utilisetion de l'habitat et de l'espace

Tout au long de l'année, les blaireaux opèrent une sélection de l'habitat. Ils évitent activement les milieux pauvres en ressources alimentaires (carrières, champs moissonnés ou n'ayant pas atteint la maturité) ou potentiellement dangereux (habitations) et fréquentent au contraire les habitats riches en nourriture (cultures, vergers, vignes, etc.) En Angleterre, par exemple, ces mustélidés se nourrissent principalement dans les pâturages à herbe rase (< 5 cm de hauteur), dans lesquels la détection et la capture des vers de terre sont largement facilitées (Kruuk *et al.* 1979). Dans plusieurs régions, l'exploitation des zones du domaine vital varie à l'échelle saisonnière en réponse aux variations d'abondance et de disponibilité de la nourriture. En Suède (Seiler *et al.* 1995), les blaireaux sélectionnent activement les pâturages au printemps (vers de terre), les cultures en été (céréales), alors que les forêts, riches en baies sauvages, sont fréquentées en automne.

Dans la Broye, les blaireaux exploitent principalement les cultures lors de leurs sorties nocturnes, et évitent activement les autres milieux. Dès fin avril, et jusqu'à fin octobre, ils recherchent successivement ou parallélement leur nourriture dans des champs de colza, d'orge, de blé et de maïs. Ils alternent alors entre une activité locomotrice (déplacements) et une activité stationnaire (consommation). De manière générale, ils ont tendance à exploiter de petites surfaces (100 à 400 m^2) pendant 15 à 30 minutes, avant de se déplacer et de choisir une nouvelle zone dans la même parcelle agricole ou dans un autre champ. Outre l'inspection et la fouille du sol pour rechercher des insectes (adultes et larves) et des vers, les blaireaux y consomment principalement les parties florales (colza; Ferrari, comm. pers.) ou les épis (blé, orge, maïs) lorsque ceux-

ci atteignent le stade « laiteux ». Les champs de betteraves et de pomme de terre, peu nombreux il est vrai, sont rarement visités. Localement, les vergers peuvent être prospectés plus ou moins intensivement de juin à septembre (cerises, prunes). Les milieux boisés, bien que sélectionnés en avril et en automne, ne sont presque explorés que lorsque les blaireaux quittent ou regagnent leur terrier. De manière assez surprenante, les prés et les pâturages sont copieusement délaissés en été et en automne. Ils ne sont exploités proportionnellement à leur offre qu'en avril (alors que les cultures sont inexistantes) et lors de fortes pluies (les vers de terre viennent alors en surface: Kruuk *et al.* 1979).

De manière générale, on peut donc conclure que dans la Broye, les blaireaux, de par leur opportunisme alimentaire (Lambert 1990, Roper 1994), sélectionnent à chaque saison les milieux agricoles les plus profitables. Ce type d'exploitation est d'autant plus favorisé que la plupart des parcelles agricoles visitées leur offrent un couvert adéquat. Il est probable que d'autres facteurs, telles que les conditions météorologiques jouent également un rôle dans l'utilisation de l'habitat. Ceci n'a toutefois pas pu être mis en évidence dans cette étude, principalement en raison des courtes périodes de radio-pistage et du nombre relativement faible de données qui en découlent.

5.4.8. Affûts et structure sociale

Efficacité des affûts

La technique de l'affût s'est avérée d'une efficacité limitée quant à la détermination du nombre total d'individus présents à chaque TPB, et ceci pour plusieurs raisons. Il nous a tout d'abord été difficile d'appliquer cette méthode de manière adéquate en différents endroits car la topographie du site (pente raide, courbure), la grandeur du terrier ou la végétation dense n'offraient pas suffisamment de recul ou une vue dégagée sur toutes les entrées. Ainsi, lors de plusieurs affûts « infructueux », nous avons entendu des bruits d'épouillage puis d'éloignement provenant de parties non visibles du terrier. Il est également probable que dans certaines situations, les blaireaux, alertés par notre venue et/ou notre odeur, ont préféré différer leur heure de sortie. Par ailleurs, comme nous venons de le voir dans le chapitre 5.4.6, certains individus changent fréquemment de gîte, ce qui implique qu'il est probablement très rare que tous les individus soient présents en même temps au terrier principal. Cette condition est sans doute réunie lors de la période hivernale, mais les blaireaux présentent alors une activité très réduite, sortant tardivement et à des heures très variables de leur terrier. Si l'on ajoute à cela les variations individuelles dans l'heure de sortie, on se rend vite compte que la technique de l'affût ne permet de déterminer le nombre total d'individus par terrier qu'en investissant beaucoup de temps (plusieurs soirées et nuits entières par terrier) et de matériel (installation d'une plate-forme d'observation aux endroits difficiles, utilisation d'un amplificateur de lumière).

L'organisation socio-spatiale

Longtemps considéré comme un animal solitaire (Meloche 1996), puis comme un animal vivant en famille, dont les membres se rendaient des visites amicales (Neal 1948), le blaireau commence à nous dévoiler une organisation sociale beaucoup plus complexe. Contrairement à la majorité des Carnivores qui possèdent un système social fixe, et qui vivent soit de façon solitaire (la majorité: Sandell 1989) ou en groupe (la minorité: Gittleman 1989), ce mustélidé se montre très souple quant à son mode de vie. Il adopte en effet à travers son aire de répartition géographique des « systèmes » sociaux et spatiaux très différents.

Dans plusieurs pays d'Europe centrale et méridionale, et probablement d'Asie, où les densités de population sont faibles, l'animal peut vivre régionalement et/ou temporairement de façon solitaire. Un exemple bien documenté a été relevé en Italie, dans le Parc Naturel de Maremma. Là, Pigozzi (1987) note que les blaireaux vivent de façon solitaire et que les territoires sont occupés et défendus aussi bien par des mâles que des femelles. Mais ailleurs, comme dans le Parc National de Doñana, en Espagne, les animaux vivent en couples territoriaux (Martin-Franquelo et Delibes 1985). Dans certaines régions de Suède, les blaireaux adoptent également une vie de couple (Lindström *in* Woodroffe et Macdonald 1993), mais il ne semblent pas que ceux-ci soient territoriaux. Dans beaucoup d'autres parties d'Europe centrale, l'espèce doit probablement vivre en famille, comme c'est le cas dans plusieurs régions de Suisse (Monnier 1993, Ferrari 1997, Do Linh San 1997, Hainard 1997). Dans le sud de l'Angleterre, où les densités de population sont particuliérement élevées, les blaireaux forment des groupes stables comprenant jusqu'à 35 individus (Cheeseman *et al.* 1987, Harris et Cresswell 1987, Neal et Cheeseman 1996). La structure sexuelle de ces groupes est très variable. La plupart du temps, ils sont composés de plusieurs mâles et de nombreuses femelles, ainsi que de leurs jeunes. Kruuk (1978a) a toutefois observé une prédominance des femelles dans plusieurs groupes sociaux. Exceptionnellement, les clans peuvent être constitués exclusivement de mâles (Kruuk 1978a) ou au contraire uniquement de femelles (Cheeseman *et al.* 1981, da Silva *et al.* 1993).

L'organisation spatiale des blaireaux est généralement considérée comme territoriale. L'espèce se conforme parfois au patron caractéristique des Mustélidés, où un ou plusieurs territoires de femelles solitaires sont entourés par le territoire plus large d'un mâle (Powell 1979, Tanaka *et al.* 2002). Mais dans la plupart des régions de Grande-Bretagne, chaque groupe occupe un grand terrier commun et défend son territoire contre des groupes voisins (Kruuk 1978a, Kruuk et Parish 1982, Cheeseman *et al.* 1981, Nolet et Killingley 1987). Les limites territoriales y sont marquées par des sentiers, des marques olfactives et de larges latrines utilisées de façon saisonniére (Roper *et al.* 1986). Dans l'étude de Kruuk (1978a), les terriers principaux n'étaient pas espacés au hasard, mais éloignés d'au moins 300 m, suggérant ainsi la présence d'un mécanisme social d'éloignement. Par ailleurs, des combats territoriaux ont été observés dans lesquels les individus de groupes avoisinants se poursuivaient alternativement de l'un et de l'autre côté d'une frontière commune aux territoires et s'infligeaient parfois des blessures très sérieuses (Kruuk 1978a; Christian 1995; Neal et Cheeseman 1996; V. Bonet Arboli, comm. pers.). De tels systèmes territoriaux

stables sont propres aux populations à haute densité. En revanche, là où les populations ont été perturbées par les activités humaines telles que le déterrage et des opérations de contrôle contre la tuberculose bovine, les frontières territoriales ne sont pas aussi manifestes et les animaux peuvent se déplacer sur des distances relativement longues (Sleeman 1992, Cheeseman *et al.* 1993). Une défense territoriale réduite a également été observée dans une population de blaireaux de moyenne densité vivant dans les faubourgs de Bristol (Cresswell et Harris 1988). Outre un chevauchement évident des domaines vitaux des différents groupes sociaux, les latrines étaient concentrées autour des terriers plutôt que dans les bords du territoire. D'autres études réalisées dans des populations de faible densité, en Ecosse (Kruuk et Parish 1987), en Angleterre (Skinner et Skinner 1988), ou en Suisse (Graf *et al.* 1996; Ferrari 1997; K. Hindenlang, comm. pers.) ont montré que la défense territoriale pouvait être largement réduite voire ne pas être évidente du tout.

Dans la Broye, les blaireaux vivent potentiellement en petits groupes familiaux comprenant 2 à 3 individus adultes, 1 à 2 individus subadultes ainsi que les jeunes de l'année. Une telle situation s'est toutefois avérée peu fréquente, et pas uniquement en raison du faible pourcentage de naissances enregistré chaque année (à 31 % des TPB en moyenne). En effet, bien que l'offre alimentaire autour de chaque terrier principal nous soit apparue favorable (en tout cas en été et en automne) pour soutenir de nombreux individus, il semblerait que la mortalité routière empêche la formation de groupes de taille importante, et ceci à double titre. D'une part parce qu'elle est à l'origine d'une baisse de l'effectif des groupes, et d'autre part car les opportunités de reproduction qui découlent de cette situation peuvent engendrer un « nivellement » de la taille des unités sociales suite à la dispersion de jeunes adultes. C'est peut-être la raison pour laquelle, dans notre terrain d'étude, plusieurs TPB étaient habités par 3 à 4 individus au maximum, dont 1 à 2 jeune(s) ou subadulte(s). La présence de nombreux individus par TPB a surtout été enregistrée au printemps en bordure de lac (Chevroux, Forel), zone où l'impact de la mortalité routière est sans doute moins important. Il est possible que l'activité plus faible enregistrée en automne à ces terriers soit justement liée à la dispersion de subadultes en quête d'opportunités reproductrices (cas de Lili et vraisemblablement de Mangu).

Le fait que les domaines vitaux de 6 blaireaux provenant de 3 TPB attenants (2 blaireaux par TPB) ne se chevauchaient pas nous laisse supposer qu'il puisse aussi en être le cas pour les domaines vitaux de groupe. Néanmoins, il serait nécessaire de suivre simultanément plusieurs individus par groupe pour pouvoir l'attester. Que les domaines vitaux sociaux se chevauchent ou non, une chose est certaine, nous n'avons pas trouvé de latrines dans les zones frontières révélées grâce au radio-pistage. Elles ont uniquement été découvertes à proximité des TPB et, à l'exception d'un ou deux cas singuliers, leur utilisation n'était effective qu'au printemps (voir Chap. 3.3.4). Par contre, plusieurs crottes isolées ont été découvertes en été et en automne à proximité des zones de nourrissage de l'animal. Comme l'ont suggéré Roper *et al.* (1993), il s'agissait là de sites temporaires de défécation, et non de latrines à caractère territorial. Ces observations nous laissent penser que les blaireaux de notre zone d'étude ne sont pas territoriaux, dans le sens où ceux-ci ne semblent pas opérer une défense active

(marquage, comportement de patrouille, agressions) de leurs domaines vitaux de groupe, comme c'est le cas en Grande-Bretagne (Kruuk 1978a). En revanche, une exclusion spatiale passive liée à une offre alimentaire favorable aux alentours des terriers (l'aire nodale des groupes englobant 50% des localisations actives en surface ne couvrait en moyenne que 16% du domaine total), à une distance relativement importante entre les différents TPB et/ou à une densité de population assez faible n'est pas à écarter.

Bien que les causes ultimes entraînant de telles variations dans l'organisation socio-spatiale des blaireaux ne soient pas encore clairement connues, des études ont montré que les caractéristiques écologiques des ressources alimentaires disponibles (Kruuk 1978b, Kruuk et Macdonald 1985) et que la répartition des terriers ou de leurs sites d'implantation (Doncaster et Woodroffe 1993) jouaient un rôle important dans cette problématique. Pour Cresswell et Harris (1988a), l'organisation sociale des blaireaux est moins stable et les animaux sont moins territoriaux lorsque la densité de population diminue et/ou lorsque, dans un habitat hétérogène, la disponibilité des ressources alimentaires est difficilement prévisible. Nous reparlerons quelque peu de cet aspect dans le chapitre final qui présente une brève approche intégrative des facteurs influençant l'organisation socio-spatiale des blaireaux.

5.4.9. Mouvements inter-groupes

En plus des déplacements à l'intérieur de leurs domaines vitaux ou de leurs territoires, les blaireaux peuvent réaliser des mouvements extra-territoriaux. Christian (1994) en a défini quatre types principaux, mentionnés ci-dessous selon leur importance croissante:

- *les visites nocturnes:* il s'agit de brèves excursions jusqu'au terrier principal d'un autre groupe social réalisées au cours d'une sortie nocturne;
- *les visites diurnes:* des individus passent une ou deux journées dans le terrier principal d'un groupe voisin, puis retournent dans leur territoire d'origine;
- *les changements temporaires d'unité sociale:* les animaux vivent plusieurs mois dans un clan voisin, puis réintègrent leur groupe d'origine;
- *les changements définitifs d'unité sociale:* les individus quittent définitivement leur territoire natal pour rejoindre un nouveau groupe social.

De tous ces mouvements, les visites nocturnes à d'autres groupes sociaux sont les plus fréquentes. Elles interviennent préférentiellement à la fin de l'hiver, en février-mars, lors de la période du rut principal. Ces excursions pourraient s'expliquer par le fait que les blaireaux – peut-être exclusivement les mâles (Christian 1995) – essayent d'augmenter leur succès reproducteur (« fitness ») en s'accouplant avec des partenaires appartenant aux groupes voisins. Les trois autres types de mouvements ont été observés dans différentes populations et concernent aussi bien les mâles que les femelles. Les changements définitifs d'unité sociale peuvent correspondre à des mouvements de dispersion. La dispersion, rappelons-le, se définit comme tout

mouvement d'éloignement d'un animal, en général jeune ou subadulte, du lieu de naissance ou du domaine parental jusqu'à l'endroit où il se reproduit (Howard 1960). De tels mouvements peuvent être spontanés ou au contraire imposés (dominance). Les facteurs engendrant la dispersion sont souvent d'ordre alimentaire (limitation) ou génétique (diminution de la consanguinité ou « volonté » de disséminer ses gènes au sein de la population).

Il semblerait que la fréquence et la durée des mouvements extra-territoriaux dépendent dans une large mesure de l'organisation sociale et spatiale adoptée par les animaux. Dans les populations de haute densité, telles qu'on les trouve en Grande-Bretagne, où les blaireaux sont territoriaux et forment de larges groupes, la dispersion des jeunes et d'autres mouvements inter-groupes sont rares (Rogers *et al.* 1998). Ceci pourrait indiquer que les coûts de la dispersion pour les juvéniles sont plus importants que ceux liés au partage du territoire avec leurs parents. Le blaireau présente donc un haut de degré de philopatrie natale, et on soupçonne d'ailleurs que la rétention des jeunes dans le domaine parental, suite à une augmentation de la densité de population, joue un rôle important dans la formation des groupes (Cheeseman *et al.* 1993, da Silva *et al.* 1994). Fait surprenant, ce sont plus souvent des animaux adultes qui dispersent. En Ecosse (Kruuk 1989) et à Woodchester Park (Angleterre, Cheeseman *et al.* 1988a), ce sont principalement des mâles qui effectuent ces changements de groupes. Ailleurs, dans le Sussex (Christian 1994) et dans la forêt de Wytham (Woodroffe *et al.* 1993), ce sont majoritairement les femelles qui changent d'unité sociale. Cependant, alors que les mâles dispersent seuls, les femelles le font généralement en coalitions de 2 à 3 individus. Dans la majorité des cas, les animaux dispersants se reproduisent au sein de leur nouveau groupe, ce qui laisse supposer que les mouvements de dispersion résultent d'un « désir » des animaux à augmenter leur succès reproductif. Les rares mouvements observés dans les populations de haute densité paraissent suffisants pour réduire l'homogénéité génétique à l'intérieur des groupes, car ils donnent parfois lieu à des accouplements extra-territoriaux (Evans et Macdonald 1989, Christian 1995).

Les observations faites dans les populations britanniques de haute densité ne sont vraisemblablement pas transposables à la situation régnant en Europe continentale ou en Asie, où les densités sont faibles, et les études peu nombreuses. Il n'est actuellement pas clair si l'on doit s'attendre à ce que les mouvements extra-territoriaux soient plus limités ou au contraire plus nombreux dans les populations de faible densité. D'un côté, l'absence de comportement territorial et de compétition (peu d'énergie dépensée) devrait permettre aux individus de se déplacer librement d'une entité sociale à l'autre et d'augmenter indirectement l'hétérogénéité génétique à l'intérieur des groupes. D'un autre côté, les facteurs environnementaux (abondance de nourriture) et sociaux (peu de compétition, donc pas de répression liée à la hiérarchie) seraient plutôt favorables à l'implantation des jeunes dans le territoire parental pour se reproduire. Un indice en faveur de la première hypothèse a été fourni par l'étude de Cheeseman *et al.* (1988a). Ces auteurs ont montré que les mouvements des blaireaux étaient plus fréquents dans les faubourgs de Bristol, où la densité de population est moyenne et la structure sociale adoptée par les animaux relativement fluide. Ils ont

également constaté que des perturbations liées à l'homme dans des populations stables augmentent la probabilité d'occurrence des différents mouvements.

Les observations effectuées lors de notre étude sont trop fragmentaires pour pouvoir définir un patron général quant aux mouvements intervenants dans des populations de faible densité. Nous pouvons néanmoins affirmer que des changements d'unité sociale interviennent aussi bien chez des individus subadultes que chez des blaireaux adultes. Ils peuvent être le fait des femelles, sans toutefois exclure qu'ils soient également entrepris par des mâles (le devenir du mâle subadulte Mangu reste énigmatique). Dans chacun des cas observés, nous ne pouvons toutefois pas parler véritablement de « dispersion », car le lieu de naissance des animaux capturés ne nous était pas connu. Au vu des périodes très courtes de suivi, il est surtout surprenant d'avoir enregistré 3 cas de mouvements extra-territoriaux (43% des individus suivis plus d'un mois) lors de cette étude. Comme nous l'avons relevé au chapitre précédent, nous soupçonnons que la mortalité routière puisse être à l'origine de nombreux mouvements d'individus provenant de grands groupes vers des terriers inhabités ou peu peuplés, ainsi que de mouvements extra-territoriaux d'individus solitaires vers de tels groupes afin de pouvoir s'accoupler. Toutefois, pardoxalement, ces mouvements migratoires peuvent s'avérer dangereux, puisque 2 des femelles erratiques ont été écrasées.

Le processus même de la dispersion ou plus globalement des changements d'unité sociale n'a été que peu étudié chez les blaireaux, et chez les mammifères en général (Clobert *et al.* 2001). Dans une étude récente, Roper *et al.* (2003) reportent que 5 blaireaux (4 mâles et 1 femelle) ont dispersé dans un groupe contigü à leur domaine natal, ce processus ayant pris entre 2 et 9 mois selon les individus. Les animaux ont commencé à empiéter progressivement sur un domaine social adjacent, autant pour s'y nourrir que pour y passer la journée dans des terriers. De fait, les animaux s'alimentaient et dormaient de moins en moins souvent dans leur domaine natal. Ferrari (1997) rapporte un cas similaire, où un mâle subadulte a dispersé de son groupe d'origine vers un groupe voisin en plusieurs étapes étalées sur une durée de 5 mois. Ces observations tranchent complètement avec ce qui a été observé dans la Broye, puisque les femelles suivies par radio-pistage ont quitté leur domaine d'origine (mais pas forcément de naissance) du jour au lendemain, empiétant directement sur des domaines voisins. Toutefois, à de rares exceptions près, les animaux erratiques ont utilisé une grande majorité de gîtes en surface lors de leurs périples extra-territoriaux. Ce comportement pourrait trouver son explication dans la « volonté » de la part des blaireaux erratiques d'éviter des conflits directs avec les animaux des groupes voisins, et de tenter de s'y intégrer petit à petit en cas de non aggression puis d'acceptation de ceux-ci. Ainsi, la femelle Gwendoline a pu s'installer dans un domaine attenant à celui où elle avait été capturée. En revanche, il semblerait que la femelle Lili ait rencontré moins de succès, puisqu'elle a été accidentée à 7 km de son terrier de capture.

6. Une approche intégrative du comportement socio-spatial du blaireau

6.1. INTRODUCTION

Une des questions qui passionne les spécialistes du blaireau est de comprendre pourquoi l'organisation sociale et spatiale de cette espèce montre d'aussi grandes variations. Nous présentons ici brièvement un modèle conceptuel que nous avons développé par le passé (Do Linh San 1997, 2004), que nous avons élargi et affiné dans le cadre de ce travail de thèse (d'où l'objet du présent chapitre), et que nous souhaiterions tester plus en détail dans le futur, en analysant statistiquement des données de littérature provenant de plusieurs régions d'Europe. À la lumière des connaissances acquises dans le cadre de ce travail de thèse, nous tenterons de situer la population étudiée au sein de ce modèle. Nous fournirons également une évaluation préliminaire de notre modèle synthétique en nous référant aux divers résultats préalablement présentés dans la discussion du chapitre 5 (notamment au point 5.4.8).

6.2. LES ÉLÉMENTS D'UN BON MODÈLE EXPLICATIF

Selon Art (1993), un modèle théorique est une construction mentale qui peut-être formalisée en termes d'équations mathématiques ou de descriptions verbales. Lorsque celui-ci est suffisamment précis, certaines prédictions peuvent être formulées, testées, puis le modèle peut être éventuellement affiné afin qu'il se conforme autant que possible à la réalité.

Dans le cas du blaireau, de nombreuses hypothèses et/ou modèles ont été formulés ou développés afin d'expliquer un ou de nombreux aspects de leur vie sociale (Fig. 6.1). Toutefois, comme divers auteurs l'ont déjà souligné (Woodroffe et Macdonald 1993, Do Linh San 2002a, 2004), aucun de ces modèles ne livre d'explications complètes sur les variations observées chez cette espèce. À notre sens, un bon modèle serait donc celui qui, dans un contexte de connaissances donné, possèderait un pouvoir explicatif aussi large que possible.

En nous basant sur le tour d'horizon des connaissances qui a été dressé dans le chapitre précédent, nous pouvons donc affirmer qu'un bon modèle devrait être à même d'expliquer:

- la présence d'individus solitaires, de couples, de familles et de clans (*sensu* Kruuk 1978a) comme types de « systèmes sociaux » chez le blaireau;
- la présence et l'absence d'un comportement territorial « périphérique », et en conséquence;
- la présence et l'absence de latrines périphériques suivant les populations;
- les variations de densité des populations observées à l'échelle européenne.

Un tel modèle devrait également intégrer l'espèce-cible dans un contexte écologique plus large, en tenant compte notamment:

- de la possible influence des activités et des pressions humaines;
- du possible impact d'espèces concurrentes;
- de la présence ou de l'absence de tout autre facteur suffisamment important pour modifier à court terme la qualité d'un habitat donné.

Afin de pouvoir intégrer ces diverses éléments dans un modèle conceptuel d'assez large portée, il est tout d'abord nécessaire de rappeler brièvement 1) quelques hypothèses de base sur les causes ultimes de la vie en groupe chez les mammifères (en montrant qu'elles ne s'appliquent pas au cas du blaireau), 2) les possibles raisons du comportement territorial des blaireaux et 3) les caractéristiques des différents modèles développés pour expliquer l'apparition de la vie en groupe chez ce mustélidé. Cette démarche nous permettra de mieux comprendre comment certaines de ces hypothèses s'intègrent dans le modèle synthétique présenté ici, et ne doivent par conséquent pas être considérées commes des alternatives.

6.3. LES CAUSES ULTIMES DE LA VIE EN GROUPE

Quiconque veut apporter une réponse à l'évolution de la socialité chez les blaireaux doit tout d'abord songer aux avantages liés à la vie en groupe. D'une manière générale, les zoologistes pensent que les bénéfices retirés par les membres d'un groupe résultent 1) d'une plus grande capacité à échapper aux prédateurs ou à s'en défendre, 2) d'une plus grande facilité à acquérir de la nourriture, et/ou 3) de contraintes environnementales ou sociales forçant les individus à s'unir (Caro 1994).

Le blaireau européen n'ayant que très peu de prédateurs (lynx, loups, ours et rapaces s'attaquent éventuellement aux jeunes), l'hypothèse de défense contre des prédateurs (1) ne peut être retenue pour expliquer la formation des groupes. De fait, aucun comportement de vigilance organisée (certains individus gardant le territoire pendant que d'autres s'adonnent à des activités différentes: séances de toilettage, recherche de nourriture, apport de litière, excavation de nouvelles galeries) n'a été reporté. Par ailleurs, chaque individu recherchant sa nourriture seul (Kruuk 1978a), l'hypothèse alimentaire (2) est également à éliminer.

Il nous reste donc à considérer la troisième hypothèse (3). Il y a quelques années, Roper (1992) a montré que les blaireaux dorment séparément durant l'été, mais se serrent les uns contre les autres lors des froides journées d'hiver. D'après lui, la possibilité de se réchauffer par temps froid pourrait fournir un bénéfice suffisamment grand aux individus pour les inciter à former un groupe lorsque le partage du domaine est peu coûteux. Le fait que les blaireaux soient moins sociaux dans les parties méridionales de leur aire de répartition (Italie, Espagne), où les bénéfices d'un tel comportement sont vraisemblablement plus faibles, semble soutenir cette théorie. Cependant, en Suède, où l'hivernation sociale pourrait être un avantage, les blaireaux

mènent pour la plupart une vie de couple (Lindström *in* Woodroffe et Macdonald 1993). En conclusion, cette attitude des animaux en réponse à des conditions climatiques néfastes ne saurait expliquer à elle seule la formation de groupes chez cette espèce.

Un autre facteur évoqué dans l'optique de cette troisième hypothèse, concerne la quantité restreinte de sites d'implantation des terriers (SDH: *Sett Distribution Hypothesis*; Woodroffe 1992, Roper 1993). Comme le mentionnent Doncaster et Woodroffe (1993), l'installation des terriers nécessite la conjonction d'un habitat et de conditions géologiques favorables, particulièrement dans les paysages agricoles modernes, où les terriers souvent excavés dans des haies et des petites parcelles boisées (voir Chap. 3.3.2). Ceci, lié au fait qu'ils représentent un avantage important lorsqu'ils sont creusés, fait dire à ces biologistes qu'une telle situation peut être suffisante pour contraindre les blaireaux à ne pas quitter une région occupée par des congénères. Ces auteurs ont même montré, grâce à un modèle appliqué à différentes populations britanniques de blaireaux, que la distribution des terriers ou de leurs sites d'implantation pouvait parfois déterminer la forme et la taille des territoires. Les limitations sérieuses de cette hypothèse concernent le fait qu'elle ne fait aucune prédiction sur l'organisation sociale des blaireaux, si ce n'est qu'ils peuvent vivre en groupe. Chaque territoire de groupe posséderait une capacité maximale, mais la taille du groupe pourrait être limitée par n'importe quel mécanisme. Quoi qu'il en soit, même si elle n'explique pas tout, cette hypothèse gagnerait à être intégrée dans un modèle plus large, tant il est probable que la distribution des terriers joue un rôle non négligeable dans la problématique considérée.

6.4. RAISONS DE LA TERRITORIALITÉ CHEZ LE BLAIREAU

L'évolution de la socialité chez les blaireaux ne pouvant s'expliquer par l'apparition d'avantages fonctionnels manifestes, les zoologistes ont émis l'hypothèse que le comportement territorial était un passage obligé à la formation des groupes chez cette espèce. Plusieurs raisons à la territorialité ont ainsi été évoquées:

- *Intraspecific Competition Hypothesis.* Selon Kruuk (1989), les territoires sont établis en réponse à la compétition intraspécifique, les blaireaux vivant en groupes pouvant même bénéficier d'une probabilité croissante d'intercepter des intrus sur le territoire.
- *Food Defense Hypothesis.* Certains auteurs soutiennent que le comportement territorial des blaireaux trouve son origine dans la défense des ressources alimentaires (Kruuk 1978b, Macdonald 1983, von Schantz 1984a, 1984b, Carr et Macdonald 1986).
- *Anti-Kleptogamy Hypothesis (AKH).* Cette hypothèse énoncée par Roper *et al.* (1986) postule que la territorialité est un mécanisme pour décourager la kleptogamie: c'est-à-dire qu'en défendant un territoire, les mâles essayent d'empêcher les voisins d'accéder à la reproduction avec les femelles résidentes.

- *Passive Range Exclusion Hypothesis (PRE).* Stewart *et al.* (1997) proposent une alternative à la territorialité. Pour eux, les animaux créent un gradient dans la disponibilité alimentaire lorsqu'ils quittent leurs terriers pour aller se nourrir. La nourriture proche du terrier étant consommée en premier, des zones de haute disponibilité alimentaire vont persister entre les domaines des groupes. En conséquence, il n'y aurait aucun intérêt pour les animaux d'un groupe à pénétrer à l'intérieur du domaine voisin, puisque l'offre alimentaire y diminuerait au fur et à mesure de leur progression. Ils devraient plutôt développer une stratégie d'affouragement dans les zones frontières pour optimiser leur prise de nourriture. D'après ces auteurs, l'exclusion spatiale observée chez les blaireaux serait donc passive et résulterait dans ce cas d'un évitement mutuel des animaux (compétition par exploitation) plutôt que d'une défense active (compétition par interférence). La présence de nombreuses latrines entre les domaines vitaux des groupes s'expliquerait simplement par la plus grande fréquentation de ces zones frontières. De plus, ces latrines ne posséderaient pas une fonction territoriale directe, mais indiqueraient simplement aux individus qu'ils se trouvent dans la zone où leur succès d'affouragement est maximal.

Bien qu'il paraisse évident d'après les observations décrites dans le chapitre 5.4.8 que les blaireaux puissent être – suivant les régions – dans une large mesure territoriaux, démarquant leur domaine vital à la fois par une agression manifeste et par l'intermédiaire des latrines, les raisons ultimes de la territorialité ne sont pas encores claires. Une controverse importante provient du fait que chez une large variété d'espèces territoriales, il existe une corrélation positive entre les besoins énergétiques d'un animal ou d'un groupe et la taille de son territoire, suggérant que la territorialité sert à défendre la surface minimale nécessaire pour assurer la survie du propriétaire du territoire (Harvey et Clutton-Brock 1981, Gittleman et Harvey 1982). Or chez les blaireaux et quelques autres Carnivores, il n'y a pas de corrélation entre la taille du groupe et celle du territoire (Kruuk 1978b, Macdonald 1983). Ainsi la question se pose de savoir si la territorialité chez ces dernières espèces est finalement liée à la défense de la nourriture ou à la défense d'une autre ressource. À notre avis, malgré le fait que ces hypothèses aient été présentées comme des alternatives, il est fort probable qu'elles contribuent toutes – dans des proportions différentes suivant les situations – au comportement d'exclusion spatiale observé chez les blaireaux.

6.5. LES MODÈLES ACTUELS ET LEURS LIMITES

Des explications au phénomène de la territorialité ayant été proposées, les biologistes ont concentré la plupart des discussions sur la territorialité de groupe, suggérant des circonstances sous lesquelles les détenteurs d'un territoire pouvaient retirer des bénéfices en permettant à d'autres individus de le partager avec eux.

Nous nous proposons maintenant de passer en revue les différents modèles élaborés par les biologistes pour expliquer la formation des groupes spatiaux (Fig. 6.1). La plupart d'entre eux sont envisagés par rapport à une stratégie « contractionniste »

(Kruuk et Macdonald 1985), dans le sens où l'unité sociale de base chercherait à défendre le plus petit territoire possible pour limiter les dépenses énergétiques. D'autres individus pourraient par la suite être tolérés dans son territoire en fonction de la quantité de nourriture disponible.

Resource Dispersion Hypothesis (RDH)

Cette hypothèse proposée par Macdonald (1981, 1983) met l'accent sur le fait que la vie en groupe est facilitée par un environnement dans lequel les ressources alimentaires sont réparties en parcelles et varient dans le temps et/ou l'espace. Il est ainsi possible de distinguer un **aspect temporel (1)** et un **aspect spatial (2)** (Woodroffe et Macdonald 1993).

(1) Carr et Macdonald (1986) ont établi un modèle basé sur l'aspect temporel en partant du principe que les parcelles alimentaires sont fixes, mais que les ressources qu'elles renferment fluctuent temporellement. Dans leur scénario, les individus alpha (couple reproducteur) choisissent un territoire en fonction de leur « sécurité alimentaire critique », c'est à dire que celui-ci contiendra le minimum de parcelles de nourriture leur permettant de vivre, malgré un nombre critique de mauvaises nuits de chasse. À l'inverse, les ressources variant dans le temps, il y a un certain nombre de nuits où la nourriture est en surplus. Le territoire peut donc accueillir des individus beta, dont le nombre dépendra de leurs besoins et de la fréquence à laquelle le territoire fournira suffisamment de ressources en surplus. Comme l'avaient déjà proposé Kruuk et Parish (1982), la dimension du territoire serait dans ce cas fixée par la répartition des parcelles et l'effectif du groupe par la richesse de celles-ci. Les travaux de Bacon *et al.* (1991a, 1991b) ont cependant montré que ces relations se vérifiaient surtout lorsque les parcelles sont très riches et contiennent assez de nourriture pour plusieurs individus. Lorsque la richesse des parcelles est moins grande, il devient primordial que deux ou plusieurs parcelles soient productives au même moment, l'effectif du groupe et la dimension du territoire pouvant alors être corrélés.

Le scénario des « parcelles très riches » s'applique bien à la situation observée dans de nombreux sites en Angleterre (Wytham, comté de Gloucester), où les blaireaux se nourrissent presque exclusivement de vers de terre. Les parcelles contenant des vers y ont en effet une faible probabilité d'être disponibles simultanément (dépendant largement des conditions microclimatiques), mais vu la forte probabilité que l'une d'entre elles soit productive chaque nuit, la formation de groupes n'est pas entravée. Le modèle prédit également que la formation des groupes est moins probable dans des environnements moins variables, puisque les animaux n'y ont pas besoin de choisir une grande « assurance alimentaire ».

(2) L'aspect spatial de la RDH considère la répartition spatiale de parcelles alimentaires qui varient temporellement (en fonction de la saison ou des conditions climatiques). Il se base sur le fait que lorsque les parcelles sont rapprochées, leur

dispersion est très irrégulière (Kruuk 1978b, 1989, Doncaster et Macdonald 1992). Cette situation implique que le tracé ajusté aux parcelles nécessaires pour nourrir le couple alpha est très sinueux. Un territoire légèrement plus grand avec un individu supplémentaire apporte une sécurité alimentaire plus grande et un coût de défense *per capita* plus faible. En revanche, lorsque les parcelles sont très espacées, leur dispersion est plus régulière. Une augmentation de la dimension du territoire mènerait alors à défendre un plus grand périmètre sans augmentation de la sécurité alimentaire. Pour la version spatiale de la RDH, la formation de groupes est limitée aux zones à parcelles rapprochées, réparties de manière hétérogène.

Constant Territory Size Hypothesis (CTSH)

Cette hypothèse formulée tout d'abord par Lindström (1980) a été développée par von Schantz (1984b). Elle repose sur le principe que, dans un environnement où les ressources présentent de fortes fluctuations inter-annuelles, un animal aurait avantage à maintenir un territoire constant et suffisamment grand pour qu'il puisse survivre lors des années néfastes (stratégie obstinée). Un tel territoire devrait permettre à d'autres animaux, généralement des descendants, de rester à l'intérieur du territoire pendant les années d'abondance, ceux-ci étant évincés lorsque la disponibilité alimentaire baisse. Une stratégie plus flexible qui consiste à modifier la dimension du territoire en fonction de la quantité de nourriture à disposition engendrerait des coûts considérables pour agrandir le territoire lorsque les ressources diminuent, puisque l'animal devrait se battre avec les occupants des territoires voisins. La stratégie obstinée serait adoptée dans les cas où la durée de vie de l'animal est plus longue que la période de fluctuation des ressources, ce qui pourrait bien correspondre au cas du blaireau.

Prey Renewal Hypothesis (PRH)

L'hypothèse formulée par Waser (1981) suggère que la territorialité apparaît lorsque le renouvellement des proies est lent, situation où l'impact compétitif des congénères est probablement plus grand. En revanche, si les proies se renouvellent rapidement, il n'y a pas nécessité pour l'animal d'être territorial, d'autres individus pouvant être tolérés dans le domaine vital. Ce modèle correspond assez bien au cas du blaireau: lorsqu'il se nourrit principalement de lapins (*Oryctolagus cuniculus*) (Espagne), on observe un système territorial de couple; lorsque celui-ci se nourrit de proies à renouvellement très rapide, comme les vers de terre (Grande-Bretagne), on observe une vie en groupe.

Territory Inheritance Hypothesis (TIH)

Selon Lindström (1986), les groupes apparaissent lorsque l'environnement est saturé et, par conséquent, le succès de la dispersion faible. Les territoires environnants étant tous occupés, les subadultes demeurent dans le territoire parental en tant qu'individus non-reproducteurs. À la mort de l'un des reproducteurs, un descendant hérite de son statut et du territoire. Les propriétaires initiaux du territoire (parents), tout comme les individus béta (subadultes), trouvent un avantage dans une telle situation, puisque la

chance de voir leurs gènes se transmettre aux générations futures (« fitness ») augmente.

Validité des différents modèles

De nombreuses études sur les oiseaux (Crook 1964), les primates (Crook et Gartlan 1966, Clutton-Brock et Harvey 1977), les grands Carnivores (Kruuk 1972, 1975) et plusieurs autres groupes d'animaux (revue dans Wilson 1975) ont montré qu'il existait un lien étroit entre l'organisation sociale d'une espèce et la façon dont elle exploite ses vivres.

Il n'est donc pas étonnant que trois des modèles élaborés jusqu'ici sur la socialité chez les blaireaux se basent eux aussi sur des considérations d'ordre alimentaire, le mode de disponibilité de la nourriture dans l'espace et dans le temps permettant à plusieurs animaux d'occuper la même région. Alors que la RDH se concentre sur la distribution spatio-temporelle de la nourriture au long d'une année, la CTSH attache une plus grande importance aux fluctuations inter-annuelles des ressources alimentaires. La PRH souligne quant à elle le rôle prépondérant joué par la vitesse de renouvellement des proies dans la formation des groupes.

Le mérite de ces différentes hypothèses réside dans le fait qu'elles ont montré que les caractéristiques écologiques des ressources alimentaires disponibles pouvaient inciter les propriétaires initiaux d'un territoire au regroupement avec des congénères. Une telle situation leur procure des bénéfices non négligeables et contrebalance ainsi d'autres coûts substantiels à endurer, tels que le partage de la nourriture ou des partenaires sexuels. En revanche, le principal reproche que l'on puisse leur adresser concerne le fait qu'elles ne s'appliquent malheureusement que de façon restreinte (géographiquement ou temporairement) au cas du blaireau européen. En particulier, ni la RDH ou la CTSH ne sont compatibles avec la présence de groupes non territoriaux chez cette espèce. Elles n'expliquent pas non plus pourquoi les groupes peuvent agrandir leur territoire lorsque les conditions sont particulièrement critiques (Kruuk et Parish 1987), alors qu'ils devraient plutôt évincer un ou plusieurs individus, de façon à maintenir la taille du territoire constante. La PRH, à l'opposé, ne fournit aucune explication à la territorialité de groupe, ni n'explique comment la dimension du domaine vital est choisie par les animaux.

Un autre modèle, la TIH, axe son argumentation sur l'augmentation du « fitness » des propriétaires initiaux d'un territoire en s'assurant que celui-ci soit hérité par leurs descendants, c'est-à-dire des porteurs de leurs propres gènes. Ce modèle est assez limité, car il n'explique pas véritablement les raisons qui amènent à la formation d'un groupe spatial, mais plutôt pourquoi un tel groupe se maintient (voir Artois 1989, Woodroffe et Macdonald 1993). Il ne fournit également aucune explication relative à la formation de groupes spatiaux non territoriaux chez les blaireaux.

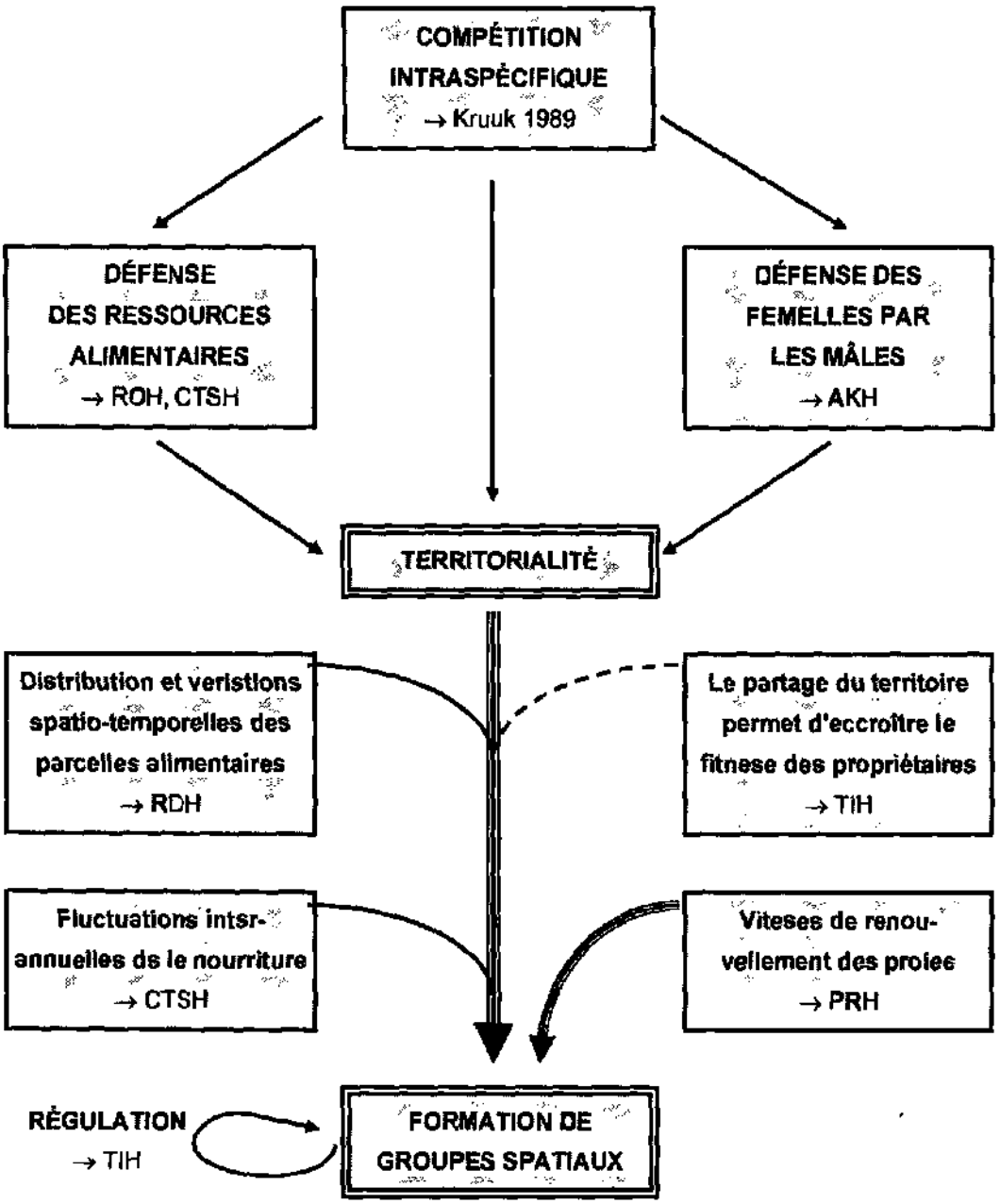


Fig. 6.1. Plusieurs hypothèses ont été formulées pour expliquer la formation de groupes spatiaux (= non-coopératifs) chez le blaireau européen (*Meles meles*). Certains modèles stipulent que le comportement territorial est une condition requise à leur formation (RDH, CTSH, TIH), alors que celui-ci ne semble pas être un passage obligé pour la PRH. L'AKH, tout comme la RDH et la CTSH d'ailleurs, abordent les raisons de la territorialité. Finalement, la TIH tente d'apporter des explications au phénomène de la régulation des groupes.

RDH : *Resource Dispersion Hypothesis*	Macdonald (1981, 1983), Carr et Macdonald (1986)
CTSH : *Constant Territory Size Hypothesis*	Lindström (1980), von Schantz (1984a, 1984b)
AKH : *Anti-Kleptogamy Hypothesis*	Roper *et al.* (1986)
TIH : *Territory Inheritance Hypothesis*	Lindström (1986)
PRH : *Prey Renewal Hypothesis*	Waser (1981)

6.6. UNE APPROCHE INTÉGRATIVE

6.6.1. Postulats

- La structure sociale de base chez le blaireau est la vie solitaire, conformément à ce qui est observé chez la plupart des Mustélidés et des autres Carnivores (Powell 1979, Sandell 1989).
- Un comportement territorial de base existe dans toutes les populations de blaireaux. Il se manifeste principalement en février et mars, par l'utilisation importante des latrines situées à proximité des terriers. Ses causes possibles en sont 1) un marquage par les femelles indiquant la présence de jeunes à d'éventuels congénères (Offspring Defence Hypothesis; Wolff et Peterson 1998), 2) un marquage par des mâles/femelles informant d'éventuels partenaires sexuels de leur présence et de leur disponibilité sexuelle lors de cette période principale de reproduction.
- Lorsque la qualité de l'habitat le permet, des individus additionnels sont acceptés sans heurts dans le domaine originel, ceci d'autant plus facilement s'il s'agit de descendants et/ou de partenaires sexuels (RDH, CTSH, PRH).
- En réponse à la compétition intra-spécifique, un comportement territorial d'origine alimentaire et énergétique, caractérisé par la délimitation des frontières du territoire, apparaît à partir d'un certain seuil de densité de population (seuil de territorialité; TTH: Territoriality Treshold Hypothesis).
- Le « choix » des limites territoriales par les animaux résulte d'un compromis entre la nécessité d'assurer un approvisonnement en nourriture suffisant, de réduire les coûts de défense et de faciliter la détection des marques odoriférantes aux potentiels intrus.

6.6.2. Cadre écologique et physiologique

Dans notre modèle (Fig. 6.2), nous partons du principe que l'organisation sociale et spatiale du blaireau est déterminée par deux facteurs plus ou moins interdépendants: la qualité de l'habitat (abscisse) et la densité de population (ordonnée).

En nous fondant sur les connaissances actuelles de la biologie du blaireau et certains éléments des hypothèses présentées précédemment, nous pouvons affirmer qu'un habitat de haute qualité devrait posséder les caractéristiques suivantes:

- des conditions écologiques et géomorphologiques favorables pour l'excavation des terriers (Roper 1993);
- des ressources alimentaires qualitativement (très nutritives, présentant une répartition économiquement rentable) et quantitativement (forte densité, renouvellement rapide, présence de nombreuses parcelles riches) optimales (Kruuk 1978b, Kruuk et Parish 1982, Kruuk et Macdonald 1985, Cresswell et Harris 1988a);
- un climat favorable (hivers doux et étés pas trop secs) (Neal et Cheeseman 1996).

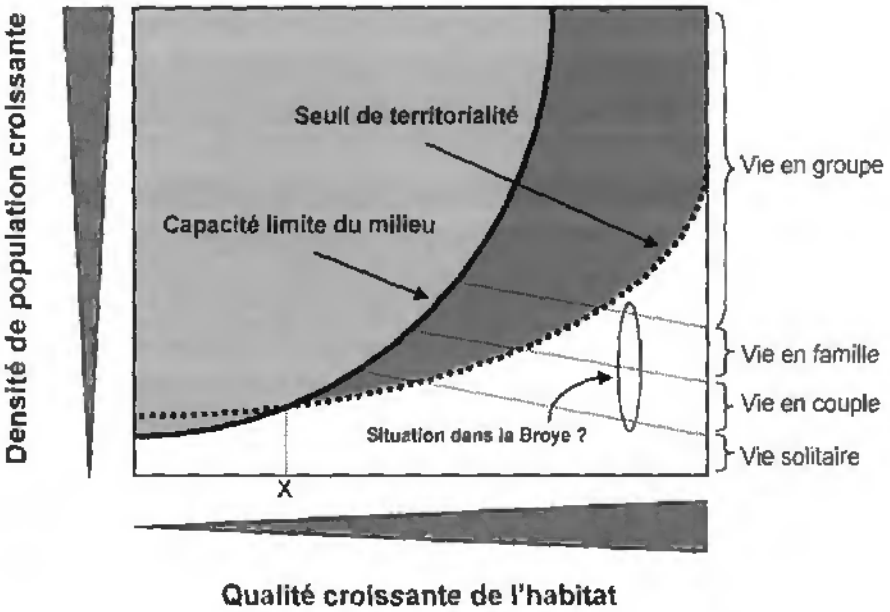


Figure 6.2. Modèle conceptuel expliquant les variations socio-spatiales observées chez le blaireau européen. La coordonnée X (en abscisse) correspond à la qualité d'habitat au delà de laquelle la vie territoriale devient possible. Se référer au texte pour des explications plus détaillées.

Tous les habitats rencontrés en Europe ne remplissent de loin pas ces conditions, et il nous semble judicieux d'affirmer que la capacité limite du milieu colonisé (i.e. le nombre maximal de blaireaux qui peuvent vivre dans une région donnée) va varier en fonction de la qualité de l'habitat. Celle-ci peut dépendre de très nombreux facteurs (Fig. 6.3). L'augmentation de la capacité limite du milieu va se faire selon une fonction de type $c * x^2$, car les blaireaux évoluent dans un environnment en deux dimensions lors de leur recherche de nourriture (courbe « capacité limite du milieu »; Fig. 6.2). En toute logique, la capacité d'accueil sera faible pour un milieu pauvre, et très élevée pour un habitat optimal. Néanmoins, nous parlons là de valeurs maximales. Or, il est clair que la densité des populations peut être potentiellement limitée par plusieurs facteurs indépendants de la qualité de l'habitat: succès reproductif intrinsèque, maladies, trafic routier, chasse, persécutions, empoisonnement (Fig. 6.4). Une population n'atteindra donc jamais sa capacité maximale si de tels facteurs limitent constamment sa croissance démographique, et ceci, même si cette population vit dans un habitat optimal.

Élevée	Pression de prédation	Faible
Élevée	Compétition interspécifique	Faible
Lent	Renouvellement des proies	Rapide
Médiocre	Qualité de la nourriture (contenu énergétique)	Excellente
Faible	Abondance de la nourriture	Élevée
Élevé	Distance entre les parcelles alimentaires	Faible
Faible	Disponibilité spatio-temporelle de la nourriture	Élevée
Faibles	Densité et disponibilité des terriers	Élevées
Faible	**Qualité de l'habitat**	**Élevée**

Figure 6.3. Une liste (non exhaustive) des facteurs qui peuvent – individuellement ou de concert – influencer la qualité, et par suite la capacité limite d'une habitat donné.

Défavorables	Fluctuation des compétiteurs / prédateurs	Favorables
Défavorables	Fluctuations climatiques	Favorables
Fréquentes	Éliminations	Rares
Fréquents	Empoisonnements	Rares
Fréquentes	Persécutions	Rares
Élevée	Pression de chasse	Faible
Élevée	Mortalité routière	Faible
Faible	**Densité de population**	**Élevée**

Figure 6.4. Une liste (non exhaustive) des facteurs qui, au sein d'un habitat de qualité donnée, peuvent – individuellement ou de concert – moduler la densité d'une population de blaireaux.

Une fois ce cadre posé, comment expliquer maintenant les variations socio-spatiales observées chez ce mustélidé ? Sans vouloir entrer ici dans les détails, notre hypothèse soutient que les coûts énergétiques *per capita* varient lorsqu'une population de blaireaux se développe démographiquement (natalité et/ou émigration) à partir de l'étape de colonisation d'une nouvelle région jusqu'à atteindre la capacité maximale supportée par cet habitat (*CETH: Critical Energy Threshold Hypothesis*, Do Linh San 1997, 2002a, 2004). Parallèlement, l'organisation sociale et spatiale évolue d'une vie solitaire non territoriale à une vie territoriale de groupe, passant par plusieurs stades intermédiaires (Fig. 6.2 et 6.5). Le passage du systéme non territorial au système territorial (TTH: Territoriality Threshold Hypothesis) a lieu lorsque les coûts énergétiques dépensés *per capita* atteignent un maximum, c'est-à-dire un « seuil énergétique critique ». En quelques mots, l'atteinte d'un seuil énergétique par les animaux se justifie par l'augmentation progressive des dépenses énergétiques liée à la compétition intraspécifique et à l'adoption d'un système plus ou moins « désorganisé » par les blaireaux (pas de latrines périphériques et de contrôle strict quant à l'exploitation du domaine vital par des animaux des groupes voisins; un chevauchement des domaines vitaux de groupe peut donc être enregistré). Une fois le système territorial instauré (latrines périphériques, contrôle passif ou actif des incursions de blaireaux des groupes attenants), les animaux possèdent une « maîtrise globale » de l'exploitation de leur territoire et minimisent ainsi les dépenses énergétiques liées à la compétition intraspécifique. Une augmentation de la taille des groupes jusqu'à l'atteinte de la capacité limite du milieu est ensuite possible en raison de la diminution des coûts de défense du territoire pour chaque individu (i.e. l'augmentation des coûts énergétiques liés à la compétition intraspécifique est compensée par une énergie de défense *per capita* plus faible). C'est ensuite la quantité de nourriture disponible qui déterminera la taille maximale du groupe.

En fonction de la qualité de l'habitat, on peut s'attendre à ce que les dépenses énergétiques *per capita* soient plus importantes dans des milieux pauvres. Dans de tels cas de figure, les dépenses énergétiques croissent très rapidement lorsque la densité de population augmente, si bien qu'on peut assister à la formation de territoires individuels ou de couples. Dans des régions très pauvres, on peut même s'attendre à ce que les ressources alimentaires soient limitatives avant même l'atteinte du seuil énergétique critique, de sorte que les individus seraient « contraints » à mener une vie solitaire non territoriale.

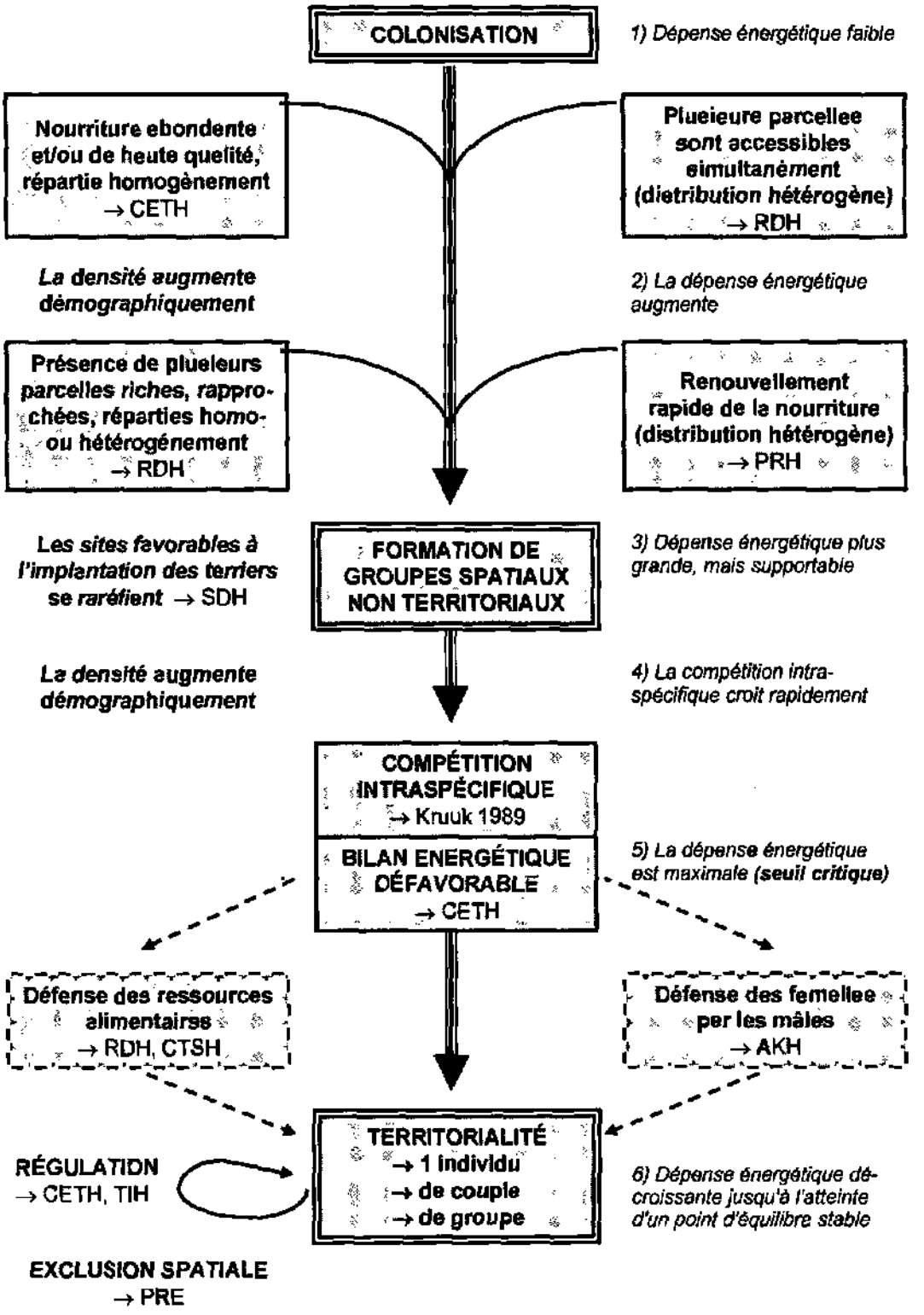


Fig. 6.5: Résumé de l'évolution de l'organisation sociale du blaireau européen (*Meles meles*) en fonction de l'augmentation de la densité de population (de haut en bas) dans un habitat optimal selon la CETH.

6.6.3. Quelques prédictions

Du modèle présenté découlent les prédictions suivantes quant à l'organisation socio-spatiale du blaireau:

- Dans deux habitats de qualité équivalente et aux structures paysagères identiques, une population de blaireaux plus dense présentera une organisation sociale plus grégaire que l'autre, c'est-à-dire un nombre moyen d'individus par groupe plus élevé.
- Ceci implique que, dans un habitat donné, et présentant une stabilité dans le temps (qualité, structure paysagère), une augmentation démographique de la population entraînera tout d'abord une augmentation du nombre d'unités sociales, puis une augmentation du nombre moyen d'individus par unité sociale (passage d'une vie solitaire à une vie de groupe).
- Dans les régions ou des facteurs perturbants (chasse, persécutions, mortalité routière ou infantile élevée, effets négatifs de pesticides sur le taux de reproduction, etc.) jouent un rôle important en limitant la densité de population, la formation de groupes territoriaux est improbable, même si l'approvisionnement en nourriture est favorable. La densité de population n'est donc pas nécessairement plus élevée dans un habitat favorable que dans un habitat de mauvaise qualité.
- Dans un habitat optimal, l'organisation socio-spatiale peut ainsi évoluer d'une vie solitaire non territoriale à une vie territoriale de groupe, en passant par plusieurs stades intermédiaires.

6.6.4. Évaluation préliminaire du modèle synthétique

Bien qu'il n'ait pas encore fait l'objet d'analyses détaillées, notre modèle conceptuel semble bien correspondre aux résultats observés dans différentes régions d'Europe. Axé sur l'importance de la qualité de l'habitat et de la densité de population comme facteurs modulant l'organisation socio-spatiale des blaireaux, il apporte une explication complète quant aux différents patrons observés chez cette espèce: vie solitaire, en couple ou en groupe, accompagnée d'un comportement territorial ou non. Notre modèle prévoit que les blaireaux vivent de façon solitaire et non territoriale dans des habitats très pauvres (suboptimaux). Ce même type d'organisation sociale peut également être adopté lors de la phase de colonisation d'un habitat favorable. L'évolution de l'organisation sociale vers une vie de couple ou de groupe, couplée à une défense active du domaine vital ou non, dépendra alors de la qualité de l'habitat, mais aussi de l'augmentation de la densité de population.

Ainsi, même si les blaireaux colonisent un habitat très favorable (nourriture abondante, climat clément, sol propice à l'excavation), tant que certains facteurs déstabilisants opèrent (forte mortalité due au trafic routier, chasse, gazages, etc.), le maintien de la densité de population à un faible niveau impliquera toujours une dépense énergétique per capita en dessous du seuil critique déclenchant le passage d'un système non

territorial à un système territorial. Ceci pourrait expliquer le fait que, dans la plupart des régions d'Europe occidentale et centrale, le blaireau vit presque toujours en couple ou en petits groupes spatiaux non territoriaux (i.e. sans défense active du domaine vital), vu la pression constante exercée par la circulation routière, et, dans certains pays, par la chasse.

Dans plusieurs régions de Grande-Bretagne ou d'Irlande, où l'animal est protégé et les ressources alimentaires sont très favorables, la densité des populations approche souvent la capacité maximale du milieu et les blaireaux vivent en groupes territoriaux. Le nombre d'individus par groupe dépend alors largement de la qualité de l'habitat (dans tous les cas optimaux). En revanche, là où les populations ont été perturbées par les activités humaines (telles que le déterrage et des opérations de contrôle contre la tuberculose bovine), les frontières territoriales ne sont pas aussi manifestes et les animaux peuvent se déplacer sur des distances relativement longues (Sleeman 1992). Une défense territoriale réduite a également été observée dans une population de blaireaux de moyenne densité vivant dans les faubourgs de Bristol (Cresswell et Harris 1988). Ici, outre un chevauchement évident des domaines vitaux des différents groupes sociaux, les latrines étaient concentrées autour des terriers plutôt que dans les bords du territoire, ces deux phénomènes étant symptomatiques d'une territorialité peu marquée.

Ailleurs en Europe, où le blaireau est également protégé et où les autres pressions sont absentes, la possibilité que les blaireaux mènent une vie territoriale est très grande. Ainsi, dans les régions arides d'Italie (Pigozzi 1987) ou d'Espagne (Rodriguez *et al.* 1996), les blaireaux possèdent des territoires individuels ou de couple, respectivement. La présence d'un nombre aussi faible d'individus par territoire pourrait s'expliquer par le fait que la dépense énergétique *per capita* ait atteint rapidement un seuil critique lors de la période de colonisation (autrement dit l'intensité de la compétition intraspécifique dans le système non territorial aurait atteint un niveau critique avec quelques individus seulement).

7. Résumé – Summary

7.1. RÉSUMÉ

Ce travail de thèse avait pour objectif de contribuer à une meilleure connaissance de la biologie et de l'écologie du blaireau européen (*Meles meles*) dans une population de faible densité. Le terrain d'étude – une zone agricole – est située dans l'ouest de la Suisse, sur la rive Sud du lac de Neuchâtel. De manière plus spéficique, nous tenions à déterminer 1) les caractéristiques et l'utilisation des terriers (comparaison avec le renard), 2) les paramètres morphométriques et démographiques de la population, 3) le rythme circadien d'activité et l'organisation socio-spatiale des animaux et 4) à développer un modèle conceptuel synthétique visant à expliquer les variations socio-spatiales observées chez ce mustélidé.

Ceractéristiques et utilisation des terriers

Un recensement de 92% de la zone d'étude (68 km^2) nous a permis de découvrir 194 terriers comprenant entre 1 et 29 entrées (3.65 en moyenne). La densité des terriers utilisés ou visités par les blaireaux était de 1.84/km^2 contre 2.50/km^2 pour les tanières de renards. Nonobstant, presque 60% (n = 116) des terriers ont présenté des indices manifestes d'utilisation par ces deux espèces, suggérant une cohabitation prononcée ou une alternance dans l'occupation des gîtes. Quarante-neuf terriers (25%) ont été utilisés pour la reproduction: 9 exclusivement par les blaireaux, 23 par les renards et 17 par les deux espèces. La densité des terriers de mise bas (ou principaux) équivaut à 0.38/km^2 pour les blaireaux et 0.59/km^2 pour les renards. Il s'agit là de valeurs intermédiaires en comparaison avec les densités observées dans d'autres régions d'Europe. En nous basant sur le nombre d'entrées et la surface extérieure comme critères de grandeur, nous avons trouvé que les terriers mixtes de reproduction étaient significativement plus grands que les terriers utilisés exclusivement par les blaireaux pour la reproduction, ceux-ci étant à leur tour plus grands que les terriers de mise bas propres aux renards. Les terriers principaux étaient significativement plus protégés – en terme de couverture arborescente et de couverture végétale globale – que les terriers secondaires, et ceci aussi bien en hiver qu'au printemps (période d'élevage des jeunes). Les terriers sont principalement implantés en milieu fermé, notamment en lisière de forêt (43%) et dans des haies (18%). Les tanières situées en zone ouverte (19%), dans des sols sablonneux, ont été excavées majoritairement par des renards. Les terriers sont localisés préférentiellement dans des pentes présentant dans environ deux tiers des cas une déclivité supérieure à 40%. Les entrées des gîtes ont été très souvent creusées en haut ou en milieu de pente, sans doute en vue d'une évacuation facilitée des déblais.

L'utilisation des terriers a été évaluée sur la base de la récolte d'indices lors de visites bimensuelles. Durant l'année 2001, les blaireaux et les renards ont exploité chaque mois en moyenne 64% des terriers disponibles, et effectué des creusages à 16% d'entre eux. Cependant, l'occupation des terriers et le nombre d'entrées utilisées ont été beaucoup plus importants pendant la saison froide ainsi que lors de la période de mise bas et d'élevage des jeunes. Les travaux de terrassement, qui ont été principalement

réalisés par les blaireaux, ont quant à eux culminé au printemps et en automne. L'évolution annuelle observée de la fréquence d'occurrence et de l'intensité des divers indices laissés par le blaireau et le renard (empreintes, poils, crottes, etc.) coïncidait avec des nombreux aspects connus de l'écologie, de la biologie ou de la physiologie des deux espèces. Ainsi, nous suggérons que des études basées sur la présence d'indices pourraient constituer des alternatives puissantes aux méthodes invasives usuelles telles que le radio-pistage, ceci particulièrement pour des espèces discrètes ou menacées de mammifères fouisseurs.

Morphométrie et démographie

Les blaireaux pesaient en moyenne 12 kg. Comme dans d'autres régions, le poids des mâles était plus élevé (en moyenne de 9%) que celui des femelles, et présentait un pic automnal. L'index moyen du dimorphisme sexuel, basé sur la mesure de 27 paramètres morphopondéraux et de 13 paramètres crâniométriques, était faible et valait 1.03. Près de 90% des cadavres ou des animaux capturés étaient infestés par des ectoparasites, dont 75% par des mallophages, 40% par des tiques et 20% par des puces. Les charges parasitaires étaient toutefois faibles, en moyenne 3 puces, 5 tiques et 16 mallophages par animal infesté. La population se compose de 71% de blaireaux adultes, de 12% d'animaux subadultes et de 17% de jeunes. La sex ratio observée est légèrement, mais non significativement biaisée en faveur des femelles (1.14 femelle pour 1 mâle). Nos observations situent la date de mise bas entre début janvier et la première quinzaine de mars, avec des variations intra- et inter-annuelles. Toutefois, la majorité (80%, n = 10) des jeunes naissent dans le courant du mois de février, tel que c'est le cas dans d'autres pays d'Europe. Le nombre de blaireautins par portée varie entre 2 et 3, avec une moyenne de 2.46 (n = 13). Ces données ne tiennent cependant pas compte de la mortalité pré- et périnatale. Des naissances interviennent annuellement en moyenne à seulement 331 des terriers principaux. D'après nos estimations et les données récoltées sur des cadavres, ceci implique que seules 20 à 33% des femelles matures (âgées de 2 ans et plus) mettent bas chaque année. Chaque femelle adulte (portante ou non) produit ainsi en moyenne 0.64 jeune, alors que le taux reproductif brut de la population varie entre 0.24 et 0.38 à l'échelle inter-annuelle. Nous avons essayé d'examiner les raisons du faible succès reproductif observé chez le blaireau, que ce soit dans des populations de faible ou de haute densité. L'étude de la mortalité routière révèle une forte augmentation de la population de blaireaux dans la Broye entre 1996 et 2003. La densité de population est estimée à 1.12-1.32 blaireaux/km^2, dont 0.93-1.11 adulte(s)/subadulte(s) par km^2.

Rythme circadien d'activité et organisation socio-spatiale

D'avril à octobre, les blaireaux se sont montrés essentiellement nocturnes et crépusculaires. De nuit, l'activité (principalement en surface) a été constatée lors de 81% des localisations, alors que les blaireaux ont été actifs 34% du temps durant la journée (principalement dans leur terrier). En moyenne, les blaireaux ont quitté leur terrier ou commencé leur phase d'activité en surface 54 minutes après la tombée de la nuit et sont rentrés ou ont cessé leur activité en surface 1 heure et 35 minutes avant le

lever du jour. La durée des périodes d'activité a varié entre 2.50 et 9.75 heures, pour une moyenne de 6.7 heures. Des phases de repos nocturne, d'une durée totale moyenne de 31 minutes, sont intervenues lors de 63% des nuits (n = 27).

La taille des domaines vitaux individuels varie de 43 à 151 ha (moyenne, 115 ha, n = 7; MCP 100%). Les blaireaux ont parcouru chaque nuit entre 761 et 6'661 m (moyenne: 3'340 m, n = 31), à une vitesse moyenne de déplacement de 0.47 km/h. Les blaireaux résidents (n = 8) ont utilisé en moyenne 2.38 terriers et 4.75 sites en surface (principalement dans des cultures de colza, de blé et de maïs) pour le repos diurne. À l'intérieur de leur terrier principal, les animaux ont dormi en moyenne dans 6.29 chambres différentes, en en changeant tous les 2.12 jours. Les animaux résidents se sont reposés à l'intérieur de leur terrier principal dans 74% des cas, alors que les individus erratiques se sont essentiellement reposés en surface (94% des localisations diurnes). Les blaireaux ont utilisé l'habitat rural de manière opportuniste. À chaque saison, les animaux ont sélectionné les milieux riches en nourriture (champs de colza, de blé, et de maïs) et évité les prairies et la proximité des maisons lors de leurs déplacements nocturnes. Par ailleurs, au printemps et en automne, les blaireaux ont exploité les forêts et les haies plus souvent que leur disponibilité ne le laissait attendre.

Les résultats des affûts, des sessions de piégeage et du radio-pistage suggèrent qu'au printemps les blaireaux vivent en petits groupes familiaux comportant de 2 à 3 individus adultes ou subadultes ainsi que les éventuels jeunes de l'année. Néanmoins, la taille des groupes diminue durant l'année en raison de la mortalité routière et juvénile. La taille des domaines sociaux varie de 43 à 271 ha, avec une moyenne de 210 ha pour les groupes occupant la partie la plus rurale du terrain (n = 3). Les domaines vitaux de groupes avoisinants ne se chevauchent pas. Les latrines sont utilisées principalement au printemps. Elles sont situées uniquement à proximité des terriers principaux, si bien qu'elles ne jouent aucun rôle dans la délimitation des territoires. Trois cas de mouvements inter-groupes concernant une femelle subadulte et deux blairelles adultes sont documentés. Ces résultats ont été analysés dans le contexte des variations socio-spatiales observées chez les blaireaux.

Une approche intégrative de l'organisation socio-spatiale du blaireau

Durant les dix dernières années, un grand débat s'est focalisé sur la question de savoir ce qui détermine le comportement social et spatial de blaireaux. Les discussions sur l'origine de la socialité chez ce mustélidé se sont toujours appuyées sur le présupposé que les blaireaux sont territoriaux et que la distribution de la ressource défendue – que cela soit de la nourriture, des terriers ou des partenaires sexuels – peut, dans certaines circonstances, contraindre les individus colonisateurs à délimiter un territoire surproportionné en matière d'approvisionnement en nourriture ou de défense économique, conduisant ainsi à la vie en groupe. Jusqu'à maintenant, les modèles explicatifs dominants ont été considérés comme des altematives, et le peu de tests menés sur le terrain ont fourni des résultats contradictoires. De plus, l'état actuel des connaissances sur l'écologie comportementale du blaireau révèle qu'aucun des modèles proposés est suffisant pour expliquer tous les patrons observés. En nous

basant sur les hypothèses actuelles, nous estimons que les variations observées dans l'organisation socio-spatiale du blaireau sont mieux expliquées en: 1) considérant que le comportement territorial, caractérisé par une délimitation odoriférante des frontières du domaine social, ne se manifeste qu'au delà d'un seuil critique de densité de population (TTH: Territoriality Treshold Hypothesis), 2) postulant que le « choix » des limites territoriales par les animaux résulte d'un compromis entre la nécessité d'assurer un approvisonnement en nourriture suffisant, de réduire les coûts de défense et de faciliter la détection des marques odoriférantes aux potentiels intrus, 3) envisageant que des facteurs extrinsèques régulant la densité de population (chasse, trafic routier, persécutions, éliminations) ou engendrant des modifications de la qualité de l'habitat (changements dans l'utilisation du sol, compétition interspécifique) peuvent aussi jouer un rôle important.

7.2. SUMMARY

The objective of this thesis was to contribute to a better knowledge of European badger (*Meles meles*) biology and ecology in a low density population. The study area – a mainly cultivated area – is situated in the western part of Switzerland, on the south shore of lake Neuchâtel. More precisely, I aimed to determine 1) sett characteristics and use (comparison with the red fox) 2) the demographic parameters of the population, 3) the circadian activity rhythm and the socio-spatial organization and 4) to develop a synthetic conceptual model explaining the socio-spatial variation observed in this mustelid.

Characteristics and use of setts

A survey of 92% of the study area (68 km^2) allow us to discover 194 underground burrows, comprising between 1 and 29 entrances (mean: 3.65). The density of setts used or visited by badgers was 1.84/km^2 versus 2.50/km^2 for red fox earths. Almost 60% (n = 116) of the burrows showed clear signs of use by both species suggesting that they cohabit to a large extent or occupy these dens alternatively. Fourty-nine (25%) burrows were used for breeding: 9 exclusively by badgers, 23 exclusively by red foxes, and 17 by both species. Breeding (or main) den densities were 0.38/km^2 for badgers and 0.59/km^2 for red foxes. These densities are intermediate in comparison to those found elsewhere in Europe. Using the number of entrances and the overground surface as den size surrogates, I found that dens used by both species for breeding were significantly bigger than badger breeding setts, the latter being bigger than red fox breeding dens. Main and secondary setts differed in their tree cover and global vegetation cover in both winter (overwintering) and spring (cub raising), badger breeding dens being significantly more sheltered than non breeding ones. Burrows were mostly found in closed habitats, notably in forest edges (43%) and in hedgerows (18%). Dens located in open areas (19%) in sandy soils were mainly excavated by foxes. Burrows were preferentially established in slopes showing in almost three quarters of the cases a gradient bigger than 40%. Den entrances were very often dug in the upper or middle part of slopes probably in order to facilitate the evacuation of the digging material.

Den use was assessed by checking for the presence of field signs on a bimonthly basis. During the year 2001, badgers and foxes exploited on average 58% of the available burrows (n = 81) each month and carried out some digging activity at 16% of them. Nevertheless, den occupation and the number of used entrances were higher during the cold season and at the birth and rearing period. Digging activity, which was mainly undertaken by badgers, peaked in spring and autumn. The observed annual changes in the occurrence and intensity of various badger and red fox signs (footprints, hairs, faeces, etc.) matched many already known aspects of the ecology, biology or physiology of both species. Thus, I suggest that studies based on the presence of field signs could be powerful alternatives to usual invasive methods such as radio-tracking, this especially for elusive or endangered burrowing mammals.

Morphometric and demographic parameters

Badgers weighed in average 12 kg. As in others areas, badger weight was higher in males (of about 9%) than in females, and showed an autumnal peak. The index of sexual dimorphism, based on the measurement of 27 morphoponderal and 13 craniometric parameters, was low (1.03). Almost 90% of the animals were infested with ectoparasites, among them 75% with lice, 40% with ticks and 20% with fleas. Loads were nevertheless low, in average 3 fleas, 5 ticks and/or 16 lice per infested animal. The studied population consisted of 71% adults, 12% subadults and 17% cubs. The observed sex ratio was slightly but not significantly biased towards females (1.14 female per 1 male). Road-traffic was the main mortality factor in adults.

Our observations put the birth date between the beginning of January and the first half of March, with intra- and interannual variation. However, the majority (80%, n = 10) of the offspring are born in February, as is the case in other European countries. The number of badger cubs per litter varies between 2 and 3, with a mean of 2.46 (n = 13). Nevertheless, these data do not take into account pre- and perinatal mortality. Births occur on average at only 31% of the main setts each year. According to our estimates and data gathered on carcasses, only 20 to 33% of mature females (aged 2 years or more) breed each year. Thus, each adult sow (pregnant or not) produces on average 0.64 cubs, whereas the raw reproductive rate of the population varies between 0.24 and 0.38 at the interannual scale. I tried to examine the reasons for the low breeding success observed in the badger, in low and high density populations. Data on road mortality indicate a high increase of the badger population in the Broye region between 1996 and 2003. Badger density estimates range from 1.12 to 1.32 individuals/km^2, or from 0.93 to 1.11 adults/subadults per km^2.

Circadian activity rhythm and socio-spatial organization

From April to October, badgers were essentially nocturnal or crepuscular. Nocturnal activity (mainly on surface) was recorded for 81% of radiolocations, whereas diurnal activity (mainly underground) occured at 34% of fixes. On average, badgers left their setts or started overground activity 54 minutes after sunset and returned or ceased overground activity 1 hour and 35 minutes before sunrise. The duration of activity periods varied between 2.50 and 9.75 hours, with a mean of 6.7 hours. Nocturnal resting occured in 63% of nights (n = 27), with a mean resting duration of 31 minutes per night.

The size of individual home ranges varied from 43 to 151 ha (mean: 115 ha, n = 7; MCP 100%). Badgers covered between 761 and 6'661 m each night (mean: 3'340 m, n = 31), with a mean travel speed of 0.47 km/h. Resident badgers (n = 8) used a mean of 2.38 setts and 4.75 overground sites (mainly in rape, wheat and maize fields) for diurnal resting. Within the main sett, animals slept on average in 6.29 different chambers, changing every 2.12 days. Resident animals rested in their main sett 74% of the cases, whereas dispersing individuals (n = 3) essentially rested overground during the day (in 94% of daily locations). Badgers used the rural habitat in an opportunistic way. During each season, they selected food rich habitats (rape, wheat and maize

crops) and avoided pastures and the vicinity of houses during their night trips. Also, in spring and autumn, badgers exploited forests and hedges more than expected according to their availability.

Den-watching, trapping records and radio-tracking data suggest that in spring badger live in small familial groups comprising 2 to 3 adults or subadults as well as the cubs of the year. Nevertheless, group size decreases during the year due to road and juvenile mortality. Social range size ranged from 43 to 271 ha (n = 5), with a mean value of 210 ha for the more rural part of the area (n = 3). Home ranges from neighbouring groups did not overlap. Latrines were mainly used in spring. They were only found near main setts and so did not play any role in territorial marking. I report and document the intergroup movements concerning one subadult female and two adult sows. These results are analysed in the context of the very variable social and spatial organization observed in badgers.

An integrative approach of badger socio-spatial organization

During the past ten years, there has been a lot of debate about the question of what determines badger spatial and social behaviour. The discussion of the origin of sociality in this mustelid species has always relied on the assumption that badgers are territorial and that the dispersion of the defended resource – being food, setts or mates – may, in certain conditions, constrain the primary individual(s) to delimit an oversized territory in terms of food supply or sustainable defensibility, thus leading to group-living. Until now, the prevailing explanatory models have been considered as alternatives, and the few field tests that were conducted led to contradictory results. Furthermore, the current knowledge of badger behavioural ecology reveals that none of the proposed models is sufficient to explain all the observed patterns. Building on current hypotheses, I propose that the variation in the spatio-social system of badgers is better explained by: 1) considering that territorial behaviour characterised by border scent marking only occurs beyond a critical population density threshold (Territoriality Threshold Hypothesis, TTH), 2) postulating that the choice of territory limits by the animals results from a compromise between the necessity of ensuring food supply, reducing defence costs and facilitating scent mark detection to potential intruders, 3) envisaging that extrinsic factors regulating population density (hunting, road traffic, persecution, culling) or modifying habitat quality (land use change, interspecific competition) may also play an important role.

8. Remerciements

Réaliser un travail de thèse est une entreprise de longue haleine, laquelle serait impossible sans l'appui, les conseils et les encouragements de nombreuses personnes. Je tiens ainsi à adresser ma vive reconnaissance:

- au Professeur Dr. Claude Mermod, directeur de thèse, qui m'a accueilli dans son laboratoire et m'a proposé de continuer des recherches doctorales sur le blaireau. Il m'a accordé sa pleine confiance et m'a laissé une grande latitude autant dans le cadre de mon activité d'assistanat au Laboratoire d'éco-éthologie de l'Université de Neuchâtel que pour mon travail de thèse. Il m'a par ailleurs fourni les moyens financiers et le matériel nécessaires à la bonne marche de tout travail de terrain. Je le remercie également pour ses précieux conseils, pour la lecture et la correction de mes articles préliminaires de thèse, pour la rédaction de la préface de ma petite monographie sur le blaireau, ainsi que pour sa grande compréhension à mon égard. Et finalement, un tout grand merci Claude de m'avoir donné la chance de vivre ma passion !

- au Dr. Louis-Félix Bersier, pour l'intérêt porté à mon travail, pour les sympathiques discussions que nous avons eues, et pour son estime, son amitié et son soutien dans les moments difficiles.

- au Dr. Peter Lüps de Berne, au Dr. Carlo Biancardi de Milan, au Dr. Laurent Schley de Luxembourg et au Dr. Louis-Félix Bersier de Neuchâtel d'avoir apporté des remarques pertinentes sur mon travail et de s'être déplacés jusqu'à Neuchâtel pour ma soutenance de thèse.

- au Dr. Hans-Jörg Blankenhorn (OFEFP), aux Dr. Cornelis Neet et Dr. Sébastien Sachot (Conservation de la faune du canton de Vaud), à Monsieur Georges Herbez (Service des forêts, de la faune et de la nature du canton de Vaud), à Messieurs Anton Brülhart, Walter Schwab et Paul Demierre (Services des forêts et de la faune du canton de Fribourg), au Dr. Fabien Loup (Office Vétérinaire du canton de Fribourg) et aux Dr. Pierre-Alain de Meuron et Dr. Jacques-Henri Penseyres (Service vétérinaire du canton de Vaud) pour les diverses autorisations délivrées tout au long de ce travail de recherche.

- au Dr. Peter Lüps, d'avoir mis à ma disposition la collection de crânes du Musée d'Histoire Naturelle de Berne. L'examen de ceux-ci m'a permis de déterminer plus rapidement et avec plus d'assurance l'âge des blaireaux capturés et des cadavres collectés.

- au Dr. Nicola Ferrari, au Dr. Martin Liberek, au Dr. Jean-Marc Weber, au futur Dr. Claude Fischer, à Madame Sandrine Terrier-Meyer, et à Madame Kathy Sell pour les précieux conseils (piégeage et télémétrie) qu'ils m'ont prodigués au tout début de mon travail de thèse. Un grand merci à Jean-Marc pour son soutien et son amitié lors des moments de découragement.

- au Dr. Carlo Biancardi (Italie, Milan) et au Dr. Miguel Rosalino (Portugal, Lisbonne) de m'avoir accueilli si chaleureusement dans leurs pays respectifs, et de m'avoir montré leur(s) terrain(s) d'étude. Cette immersion dans d'autres habitats du blaireau m'a permis d'acquérir une vision plus globale de l'écologie de cette espèce. Un merci particulier à Carlo Biancardi pour ses deux visites en Suisse et son aide précieuse sur le terrain.

- au Dr. Claudio Gnoli, au Dr. Monica Marassi et au Dr. Sonia Azzolini pour leur trop bref passage en Suisse et les moments sympathiques passés ensemble dans ma zone d'étude.

- au Dr. Dominic Johnson et au Professeur Dr. David Macdonald de m'avoir invité au WildCRU Autumn Seminar à Oxford en 1999. Ce séjour m'a permis de rencontrer de nombreux spécialistes des Carnivores et de visiter la mythique forêt de Wytham.

- au Professeur Dr. Tim Roper (Angleterre, Brighton), aux Dr. Lucy Rogers, Dr. Gavin Wilson, Dr. Piran White et Dr. Chris Cheeseman (Angleterre, York), au Dr. Rafal Kowalczyk (Pologne, Bialowieza), au Dr. Eloy Revilla (Espagne, Séville), au Dr. Victor Bonet Arboli et à Madame Elena Rafart Plaza (Espagne, Barcelone), au Professeur Dr. David Macdonald et aux Dr. Christina Buesching, Dr. Dominic Johnson et Dr. Chris Newman (Angleterre, Oxford), au Dr. Laurent Schley (Luxembourg), au Dr. Paddy Sleeman (République d'Irlande, Cork) et à Messieurs Jabi Zabala (Espagne, Bilbao) et Hans Vink (Pays-Bas, Driebergen) pour l'envoi de tirés à part et/ou des échanges d'informations précieuses sur le blaireau.

- au Dr. Diego Stornetta (Clinique vétérinaire de Delémont), au Dr. Olivier Pagan (directeur du Zoo de Bâle), au Dr. Patrick Boujon (Institut Galli-Valerio à Lausanne), au Dr. Emmanuel Gauthier et au Dr. Anne-Sylvie Durussel pour leurs conseils en matière d'anesthésie animale. Un merci particulier à Anne-Sylvie Durussel de m'avoir assisté sur le terrain lors des premières captures de blaireaux.

- à Messieurs Pierre Henrioux, Pascal Gabaz et Pascal Kämpfer, surveillants de la faune et/ou garde-pêche dans mon terrain d'étude, qui m'ont laissé travailler en toute liberté dans leurs secteurs. Ils ont toujours pris soin de m'informer de la provenance des cadavres qu'ils ont acheminés au Centre des déchets carnés de Payerne tout au long de mon étude. Pascal Gabaz et Pierre Henrioux m'ont par ailleurs indiqué la localisation de nombreux terriers, et m'ont aidé à me « dépatouiller » d'un marcassin bien agressif.

- à Pierre et Fabienne Henrioux, de m'avoir accueilli si chaleureusement chez eux tout au long de mon travail de thèse. Un grand merci à Pierre de m'avoir prêté un récepteur et une antenne de télémétrie, de m'avoir aidé sur le terrain (pose d'une cage et d'un filet, anesthésie d'un blaireau), de m'avoir fourni des données précieuses sur la mortalité routière dans la Broye, et finalement d'avoir si généreusement proposé d'écouler quelques exemplaires de mon livre.

- à Monsieur Manfred Oberhofer (Châtonnaye), d'avoir si aimablement tenté de réparer, en vain, un de mes récepteurs défectueux.

- à Messieurs Albin Collaud, Martial Fontana et feu Laurent Nemitz, alors régisseur et préparateurs à la Faculté des Sciences, qui ont construit les pièges utilisés durant ma recherche.

- à Messieurs Charles-Henri Rollier et Jean Scheidegger, écarrisseurs au Centre des déchets carnés de Payerne, pour leur grande serviabilité, pour l'intérêt porté à mon travail, et pour les nombreuses heures passées à discuter de choses sérieuses ou intéressantes.

- à Monsieur Michel Gillioz, taxidermiste au Musée d'Histoire Naturelle de Genève, pour la préparation des crânes, ainsi qu'au Dr. Manuel Ruedi (Conservateur des Mammifères) et au Dr. Volker Mahnert (Directeur) d'avoir généreusement accepté cette collaboration.

- à Monsieur Jacques Loset et aux nombreux exploitants agricoles de ma région d'étude pour leur compréhension à l'égard de mon travail, pour les discussions enrichissantes que nous avons eues sur le terrain, ainsi que pour leurs informations précieuses qu'ils ont pu me fournir (localisations des terriers, portées).

- à Madame Marie-Christine Emery (Service cantonal de recherche et d'information statistiques, Vaud) et à Messieurs Jean Wiser (Office fédéral de la statistique) et Reto Messikommer (Service de la statistique, Fribourg) pour la mise à disposition de nombreuses données statistiques relatives à mon terrain d'étude.

- au Dr. Mahmoud Bouzelboudjen pour ses conseils avisés en matière de SIG.

- au Dr. Jacqueline Moret, conseillère en statistique de la Faculté des Sciences, qui m'a fourni de nombreux conseils dans le cadre de l'étude sur la sélection de l'habitat et de l'étude des terriers.

- à Monsieur Javier Diaz, à Madame Yolanda Villafañe Lopez, et à Madame Laura Acebes Sainz pour leur aide considérable lors de ma dernière année de travail terrain. Muchas gracias à toi Javier pour ton inestimable amitié, et pour les moments formidables passés sur le terrain ou à GM. Ils resteront à jamais gravés dans ma mémoire.

- au Dr. Nicola Margraf (Nico), au Dr. Russel Naisbit (Russ), à Messieurs Gilles Aerni (Gilhoo), Yves Borcard, Philippe Jeanbourquin et Grégory Roeder, à Madame Aline Verdon, aux Dr. Maria Fritzsche-Hoballah et Dr. Cristina Tamo, ainsi qu'à plusieurs autres collègues, étudiant(e)s et ami(e)s, trop nombreux pour être cités nommément, d'avoir participé avec enthousiasme aux affûts collectifs et/ou à la recherche de nouveaux terriers. Je leur suis vivement reconnaissant pour leur collaboration et le temps précieux qu'ils m'ont généreusement accordé.

- au Dr. Russell Naisbit, au Dr. Thomas Degen et à Madame Christa Mosler qui ont eu la grande amabilité de corriger respectivement les résumés anglais et allemand de certains de mes articles.

- à Mesdames Chantal Derungs et Carine Gehrig, aux Dr. Marie-France Cattin et Dr. Caroline Banasek-Richter, ainsi qu'à Monsieur Christian Hebeisen, pour leur aide ponctuelle à diverses étapes de ma thèse, ainsi que les discussions scientifiques et passionnantes que nous avons eues.

- à Alex (Monsieur Alessandro Salsetti), Gilhoo et Nico pour leur grande amitié (nombreuses visites à ma tanière de GM) et leur soutien si important dans les moments les plus difficiles. Et qu'il y en a eus !

- à Mesdames Brigitte Cattin, Natacha Schneiter et Josiane Pont pour leur gentillesse et disponibilité à mon égard, ainsi que pour les nombreux services – ô combien précieux ! – qu'elles m'ont rendus.

- aux familles Veya et Cuttat, pour l'intérêt porté à mon travail de thèse. Un merci particulier à Georges Veya pour la réalisation des dessins de crânes.

Enfin, j'adresse ma profonde gratitude à mes Parents, qui m'ont apporté un soutien inconditionnel et indéfectible lors de toute ma formation scolaire et universitaire, et qui ont lu et commenté avec intérêt mes divers manuscrits.

9. Bibliographie

A

AHNLUND H. (1980). Sexual maturity and breeding season of the badger, *Meles meles* in Sweden. *Journal of Zoology, London* 190: 77-95.

ALLDREDGE J.R. & RATTI J.T. (1986). Comparison of some statistical techniques for analysis of resource selection. *Journal of Wildlife Management* 50: 157-165.

ANDERSON R.M. & TREWHELLA W. (1985). Population dynamics of the badger (*Meles meles*) and the epidemiology of bovine tuberculosis (*Mycobacterium bovis*). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 310: 327-381.

ANRYS P. & LIBOIS R.M. (1983). Choix de l'habitat chez le blaireau européen, *Meles meles* en Belgique. *Cahiers d'Ethologie appliquée* 3: 15-38.

ART H.W. (1993). *The dictionary of Ecology*. Henry Holt, New York, 632 p.

ARTOIS M. (1989). Le renard roux *(Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758). In **ARTOIS M. & DELATTRE P.** (éd.). *Encyclopédie des Carnivores de France*. Fascicule n° 3. Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères, Nort sur Erdre (F): 1-90.

AUBERT M.F.A. & BEAUCOURNU J.C. (1976). On the parasitism by siphonoptera on fox (*Vulpes vulpes* L.) and other wild carnivores in the northeast of France. *Annales de Parasitologie* 51: 143-156.

AUDY M.C. (1976). Le cycle sexuel saisonnier du mâle des Mustélidés européens. *General and Comparative Endocrinology* 30: 117-127.

AUDY-RELEXANS M.C. (1972). Le cycle sexuel du blaireau mâle (*Meles meles* L.). *Annales de Biologie animale, de Biochimie et de Biophysique* 12: 355-366.

B

BACON P.J., BALL F.G. & BLACKWELL P.G. (1991a). Analysis of a model of group formation in a heterogeneous habitat. *Journal of theoretical Biology* 148: 433-444.

BACON P.J., BALL F.G. & BLACKWELL P.G. (1991b). A model for territory and group formation in a heterogeneous habitat. *Journal of theoretical Biology* 148: 445-468.

BARTMANSKA J. & NADOLSKA M. (2003). The density and distribution of badger setts in the Sudety Mountains, Poland. *Acta Theriologica* 48: 515–525.

BAUDUIN B., BROCHIER B., PAQUOT A., LIBOIS R., RYELANDT D., THOMAS I. & PASTORET P.-P. (1989). Évolution des populations de blaireaux (*Meles meles*) dans le Luxembourg belge au cours de la période 1986-1988. *Cahiers d'Ethologie appliquée* 9: 31-40.

BECK C.C. (1976). Vetalar (ketamine hydrochloride): a unique cataleptoid agent for multispecies usage. *Journal of Zoo and Animal Medecine* 7: 11-38.

BEHRENDT G. (1955). Beiträge zur Ökologie des Rotfuchses (*Vulpes vulpes* L.). *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* 1: 113-145.

BEVANGER K. & BROSETH H. (1998). Body temperature changes in wild-living badgers *Meles meles* through the winter. *Wildlife Biology*. 4: 97-101.

BIANCARDI C.M., PAVESI M. & RINETTI L. (1995). Analisi della alimentazione del Tasso, *Meles meles* (L.), nell'Alto Luinese (Provincia di Varese, Italia) (Mammalia, Mustelidae). *Atti della Società italiana di Scienze Naturali e del Museo civico di Storia naturale di Milano* 134: 265-280.

BIANCARDI C.M. & RINETTI L. (1998). Distribuzione dei sistemi di tana di Tasso (*Meles meles* L., 1758) nell'Alto Luinese (Provincia di Varese, Lombardia, Italia) (Mammalia, Mustelidae). *Atti della Società italiana di Scienze Naturali e del Museo civico di Storia naturale di Milano* 139: 57-64.

BIANCARDI C.M. & RINETTI L. (1999). Badgers (*Meles meles* L., 1758) in a moutain area north of Varese (Lombardy – Italy). *Small Carnivare Conservation* 21: 3-5.

BLACKBOURN D.R. (1999). *Le renard roux*. Éveil Nature, Saint Yrieix sur Charente, 82 p.

BLACKWELL P. & MACDONALD D.W. (2000). Shapes and sizes of badger territories. *Oikos* 89: 292-298.

BLASER H. (1975). *Les renards et les blaireaux*. Série « Comment vivent-ils ? », N° 3. Atlas visuels Payot, Lausanne, 64 p.

BOCK W.F. (1987). Die Lebensraumnutzung des Dachses (*Meles meles*), erste Ergebnisse aus dem Raum Berchtesgaden. In *Das Bärenseminar*, Forschungsbericht 11: 46-51. National Park Berchtesgaden.

BOESI R. & BIANCARDI C.M. (2002). Diet of the Eurasian badger *Meles meles* (Linnaeus, 1758) in the Natural Riserve of Lago di Piano, northern Italy. *Mammalian Biology* 67: 120-125.

BOGGS D.E., KILGORE D.R. JNR. & BIRCHARD G.F. (1984). Respiratory physiology of burrowing mammals and birds. *Comparative Biochemistry and Physiology* 77A: 1-7.

BONET ARBOLÍ, V. (2003). *Behavioural Ecology of the badger (Meles meles L.) in Mediterranean environments*. Thèse de doctorat, Université de Barcelone, 266 p.

BONNIN-LAFFARGUE M. & CANIVENC R. (1961). Étude de l'activité du blaireau européen (*Meles meles* L.). *Mammalia* 25: 476-484.

BORN E. (1974). *Zur Biologie des Dachses in der Region Basel mit besonderer Berücksichtigung der Nahrung*. Travail de diplôme, Université de Bâle.

BOURAND M. (1989). *Le blaireau (Meles meles)*. Mémoire CSTC. Syndicat des Chasseurs de France, Union Nationale des Fédérations des Chasseurs, 160 p.

BROCHIER B. (1989). Emplacement et densité des terriers de mise-bas du renard roux (*Vulpes vulpes* L.) en périphérie bruxelloise. *Cahiers d'Ethologie appliquée* 9: 495-508.

BROSETH H., BEVANGER K. & KNUTSEN B. (1997a). Function of multiple badger *Meles meles* setts: distribution and utilisation. *Wildlife Biology* 3: 89-96.

BROSETH H., KNUTSEN B. & BEVANGER K. (1997b). Spatial organization and habitat utilization of badgers *Meles meles* : effects of food patch dispersion in the boreal forest of central Norway. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 62: 12-22.

BROWN J.A., CHEESEMAN C.L. & HARRIS S. (1992). Studies on the spread of bovine tuberculosis from badgers to cattle. *Journal of Zoology, London* 227: 694-696.

BROWN J.A., HARRIS S. & CHEESEMAN C.L. (1993). The development of field techniques for studying potential modes of transmission of bovine tuberculosis from badgers to cattle. In **HAYDEN T.J.** (éd.). *The badger*. Royal Irish Academy, Dublin: 139-153.

BUESCHING C.D. & MACDONALD D.W. (2001). Scent-marking behaviour of the European badger (*Meles meles*): resource defence or individual advertisement ? In **MARCHLEWSKA-KOJ A., LEPRI J.J. & MÜLLER-SCHWARZE D.** (éd.). *Chemical signals in vertebrates* 9. Plenum Press, Oxford: 321-327.

BUESCHING C.D. & MACDONALD D.W. (2004). Variations in scent-marking behaviour of European Badgers *Meles meles* in the vicinity of their setts. *Acta Theriologica* 49: 235-246.

BUESCHING C.D., NEWMAN C. & MACDONALD D.W. (2002a). Variations in colour and volume of the subcaudal gland secretion of badgers (*Meles meles*) in relation to sex, season and individual-specific parameters. *Mammalian Biology* 67: 147-156.

BUESCHING C.D., STOPKA P. & MACDONALD D.W. (2003). The social function of allo-marking in the European badger (*Meles meles*). *Behaviour* 140: 965-980.

BUESCHING C.D., WATERHOUSE, J.P. & D.W. MACDONALD D.W. (2002b). Gas chromatographic analyses of the subcaudal gland secretion of the European badger (*Meles meles*), part I: chemical differences related to individual-specific parameters. *Journal of Chemical Ecology* 28: 41-56.

BUESCHING C.D., WATERHOUSE J.P. & MACDONALD D.W. (2002c). Gas chromographic analyses of the subcaudal gland secretion of the European badger (Meles meles), part II: Time-related variation in the individual-specific composition. *Journal of Chemical Ecology* 28: 57-69.

BURT W.H. (1943). Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy* 24: 346-352.

BUTLER J.M. & ROPER T.J. (1996). Ectoparasites and sett use in European badgers. *Animal Behaviour* 52: 621-629.

BYERS C.R., STEINHORST R.K. & KRAUSMAN P.R. (1984). Clarification of a technique for analysis of utilization-availability data. *Journal of Wildlife Management* 48: 1050-1053.

C

CANIVENC R. (1966). A study of progestation in the European badger (*Meles meles* L.). *Symposia of the Zoological Society of London* 15: 15-26.

CANIVENC R. & BONNIN M. (1981). Environmental control of delayed implantation in the European badger (*Meles meles*). *Journal of Reproduction and Fertility, supplement* 29: 25-33.

CARO T.M. (1994). *Cheetahs of the Serengeti Plains: Group Living in an Asocial Species*. University of Chicago Press, Chicago, 478 p.

CARR G.M. & MACDONALD D.W. (1986). The sociality of solitary foragers: a model based on resource dispersion. *Animal Behaviour* 34: 1540-1549.

CHEESEMAN C.L., CRESSWELL W.J., HARRIS S. & MALLISON P.J. (1988a). Comparison of dispersal and other movements in two badgers (*Meles meles*) populations. *Mammal Review* 18: 51-59.

CHEESEMAN C.L., JONES G.W., GALLAGHER J. & MALLINSON P.J. (1981). The population structure, density and prevalence of tuberculosis (*Mycobacterium bovis*) in badgers (*Meles meles*) from four areas in south-west England. *Journal of Applied Ecology* 18: 795-804.

CHEESEMAN C.L., LITTLE T.W.A., MALLINSON P.J., PAGE R.J.C., WILESMITH J.W. & PRITCHARD D.G. (1985a). Population ecology and prevalence of tuberculosis in Badgers in an area of Staffordshire. *Mammal Review* 15: 125-135.

CHEESEMAN C.L., LITTLE T.W.A., MALLINSON P.J., PAGE R.J.C., WILESMITH J.W. & PRITCHARD D.G. (1985b). The progression of bovine tuberculosis infection in a population of *Meles meles* in south-west England. *Acta Zoologica Fennica* 173: 197-199.

CHEESEMAN C.L. & MALLINSON P.J. (1980). Radio tracking in the study of bovine tuberculosis in badgers. In **AMLANER C.J. & MACDONALD D.W.** (éd). *A handbook on biotelemetry and radio tracking*. Pergamon Press, Oxford: 649-656.

CHEESEMAN C.L., MALLISON P.J., RYAN J. & WILESMITH J.W. (1987). Badger population dynamics in a high-density area. *Symposia of the Zoological Society of London* 58: 279-294.

CHEESEMAN C.L., WILESMITH J.W., RYAN J. & MALLISON P.J. (1993). Recolonisation by badgers in Gloucestershire. In **HAYDEN T.J.** (éd.). *The badger*. Royal Irish Academy, Dublin: 78-93.

CHEESEMAN C.L., WILESMITH J.W., STUART F.A. & MALLINSON P.J. (1988b). Dynamics of tuberculosis in a naturally infected Badger population. *Mammal Review* 18: 61-72.

CHRISTIAN S.F. (1994). Dispersal and other inter-group movements in badgers, *Meles meles*. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 59: 218-223.

CHRISTIAN S.F. (1995). Observations of extra-group mating and mate-defence behaviour in badgers, *Meles meles*. *Journal of Zoology, London* 237: 668-670.

CLEMENTS E.D., NEAL E.G. & YALDEN D.W. (1988). The National Badger Sett Survey. *Mammal Review* 18: 1-9.

CLOBERT J., DANCHIN E., DHONDT A.A. & NICHOLS J.D. (2001). *Dispersal*. Oxford University Press, Oxford-New York, 452 p.

CLUTTON-BROCK T.H. & HARVEY P.H. (1977). Primate ecology and social organisation. *Journal of Zoology, London* 183: 1-39.

CORTAT G. (1999). *Étude du régime alimentaire et de la typologie des terriers et latrines du blaireau (Meles meles) dans le Mendrisiotto (Tessin, Suisse)*. Travail de diplôme, Université de Neuchâtel.

COX R., STEWART P.D. & MACDONALD D.W. (1999). The ectoparasites of the European badger, *Meles meles*, and the behavior of the host-specific flea, *Paraceras melis*. *Journal of Insect Behavior* 12: 245-265.

CRESSWELL, W.J. & HARRIS, S. (1988a). Foraging behaviour and homerange utilization in a suburban Badger (*Meles meles*) population. *Mammal Review* 18: 37-49.

CRESSWELL W.J. & HARRIS S. (1988b). The effects of weather conditions on the movements and activity of badgers (*Meles meles*) in a suburban environment. *Journal of Zoology, London* 216: 187-194.

CRESSWELL W.J., HARRIS S., CHEESEMAN C.L. & MALLINSON P.J. (1992). To breed or not to breed: an analysis of the social and density-dependent constraints on the fecundity of female badgers (*Meles meles*). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 338: 393-407.

CRESSWELL P., HARRIS S. & JEFFERIES D.J. (1990). *The history, distribution, status and habitat requirements of the badger in Britain.* Nature Conservancy Council, Peterborough, 84 p.

CRESSWELL W.J. & SMITH G.C. (1992). The effects of temporally autocorrelated data on methods of home range analysis. In **PRIEDE I.G. & SWIFT S.M.** (éds). *Wildlife telemetry: remote monitoring and tracking of animals.* Ellis Harwood, New York: 272-283.

CROOK J.H. (1964). The Evolution of social organisation and visual communication in weaver birds (*Ploceinae*). *Behaviour* (Suppl.) 10: 1-178.

CROOK J.H. & GARTLAN J.S. (1966). Evolution of primate societies. *Nature* 210: 1200-1203.

D

DA SILVA J. & MACDONALD D.W. (1989). Limitations to the use of tooth wear as a means of ageing Eurasian badgers, *Meles meles*. *La Terre et la Vie – Revue d'écologie* 44: 275-278.

DA SILVA J., WOODROFFE R.B. & MACDONALD D.W. (1993). Habitat, food availability and group territoriality in the European badger, *Meles meles*. *Oecologia* 95: 558-564.

DA SILVA J., MACDONALD D.W. & EVANS P.G.B. (1994). Net costs of group living in a solitary forager, the Eurasian badger (*Meles meles*). *Behavioral Ecology* 5: 151-158.

DAVIES J.M., ROPER T.J. & SHEPHERDSON D.J. (1987). Seasonal distribution of road kills in the European badger (*Meles meles*). *Journal of Zoology, London* 211: 525-529.

DAYAN T. & SIMBERLOFF D. (1994). Character displacement, sexual dimorphism, and morphological variation among British and Irish mustelids. *Ecology* 75: 1063-1073.

DAYAN T. & SIMBERLOFF D. (1996). Patterns of size separation in carnivore communities. In **GITTLEMANN J.L.** (éd.). *Carnivore behaviour, ecology, and evolution.* Volume 2. Chapman & Hall, London & Cornell University Press, New York: 243-266.

DELAHAY R.J., BROWN J.A., MALLINSON P.J., SPYVEE P.D., BANDOLL D., ROGERS L.M. & CHEESEMAN C.L. (2000). The use of marked bait in studies of the territorial organisation of the European badger (*Meles meles*). *Mammal Review* 30: 73-87.

DELAHAY R.J., WILSON G.J., SMITH G.C. & CHEESEMAN C.L. (2003). Vaccination of badgers (*Meles meles*) for TB: ecological implications. *The Veterinary Journal* 166: 43-51.

DE SOLLA S.R., BONDURIANSKY R. & BROOKS R.J. (1999). Eliminating autocorrelation reduces biological relevance of home range estimates. *Journal of Animal Ecology* 68: 221-234.

DERUNGS C. (2000). *Set use, moving patterns and habitat use of badger cubs and reproductive females (Meles meles L., 1758).* Travail de Certificat, Université de Neuchâtel, 105 p.

DIXON K.R. & CHAPMAN J.A. (1980). Harmonic mean measure of animal activity areas. *Ecological Research* 63: 1040-1044.

DUGDALE H.L., MACDONALD D.W. & NEWMAN C. (2003). Offspring sex ratio variation in the European badger, *Meles meles*. *Ecology* 84: 40-45.

DO LINH SAN E. (1997). *Habitatwahl, Nahrungsspektrum und Sozialorganisation des Dachses (Meles meles L.) in einer offenen Kulturlandschaft des schweizerischen Mittellandes (Knonaueramt, CH).* Travail de Diplôme, Ecole Polytechnique Fédérale de Zurich, 102 p.

DO LINH SAN E. (2002a). Socialité, territorialité et dispersion chez le Blaireau européen (*Meles meles L.*): état des connaissances, hypothèses et besoins de recherche. In **CHAPRON G. & MOUTOU F.** (éds). *L'étude et la conservation des Carnivores*. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, Paris: 74-86.

DO LINH SAN E. (2002b). Biologie et écologie du blaireau *Meles meles* (Mustelidae, Carnivora) dans la Broye: résultats préliminaires. *Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles* 88: 77-119.

DO LINH SAN E. (2002c). Utilisation des terriers par le blaireau (*Meles meles*) et le renard (*Vulpes vulpes*) dans la Broye vaudoise et fribourgeoise. *Bulletin de la Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles* 91: 101-124.

DO LINH SAN E. (2002d). *Le blaireau*. Éveil Nature, Saint Yrieix sur Charente, 72 p.

DO LINH SAN E. (2003a). Le blaireau, cet animal méconnu. *Actes de la Société Jurassienne d'Emulation* 105: 77-94.

DO LINH SAN E. (2003b). Caractéristiques des terriers de blaireaux (*Meles meles*) et de renards (*Vulpes vulpes*) sur la rive Sud du lac de Neuchâtel: une analyse préliminaire. *Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern, Neue Folge* 60: 99-119.

DO LINH SAN E. (2004a). Une approche théorique des facteurs influençant l'organisation socio-spatiale du blaireau européen. *Annales de sciences naturelles en Pays jurassien* 3: 63-84.

DO LINH SAN E. (2004b). Was Feldzeichen verraten: biologische Informationen am Beispiel von Fuchs und Dachs. *Wildbiologie – Methoden* 3/19: 1-16.

DO LINH SAN E., FERRARI N. & WEBER J.-M. (2003a). Le blaireau (*Meles meles* L.) dans le Jura suisse: succès de capture, paramètres démographiques et ectoparasites. *Revue suisse de Zoologie* 110: 565-580.

DO LINH SAN E., FERRARI N. & WEBER J.-M. (2003b). Quelques observations sur la période de mise bas et le succès reproductif du blaireau (*Meles meles*) dans l'Ouest de la Suisse. *Bulletin de la Société neuchâteloise des Sciences naturelles* 126: 75-88.

DONCASTER C.P. (2001). What determines territory configurations of badgers ? *Oikos* 89: 292-298.

DONCASTER C.P. & MACDONALD D.W. (1992). Optimum group size for defending heterogeneous distribution of resource: a model applied to red foxes, *Vulpes vulpes*, in Oxford city. *Journal of theoretical Biology* 159: 189-198.

DONCASTER C.P. & WOODROFFE R.B. (1993). Den site can determine shape and size of badger territories: implications for group living. *Oikos* 66: 88-93.

E

EIBERLE K. (1975). Zur Anlage und Benützung der Fuchsbaue im jagdlichen Versuchsrevier der ETH Zürich. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 126: 41-64.

EVANS P.G.H. & MACDONALD D.W. (1989). Social structure of the Eurasian badger (*Meles meles*). *Journal of Zoology, London* 218: 587-595.

EVANS H.T.J. & THOMPSON H.V. (1981). Bovine tuberculosis in cattle in Great Britain. I. Eradication of the disease from cattle and the role of the badger (*Meles meles*) as a source of *Mycobacterium bovis* for cattle. *Animal Regulation Studies* 3: 191-216.

SMITH G.C., CHEESEMAN C.L. & CLIFTON-HADLEY R.S. (1997). Modelling the control of bovine tuberculosis in badgers in England: culling and the release of lactating females. *Journal of Applied Ecology* 34: 1375-1386.

F

FERRARI N. (1997). *Éco-éthologie du blaireau européen (Meles meles L., 1758) dans le Jura suisse : comparaison de deux populations vivant en milieu montagnard et en milieu cultivé de plaine*. Thèse de doctorat, Université de Neuchâtel, 260 p.

FERRARI N. & FISCHER C. (1996). *Le blaireau (Meles meles) en Suisse.* Actes du XVIII[ème] Colloque Francophone de Mammalogie, SFEPM, Bourges (F), octobre 1994.

FISCHER C. (1997). *Écologie alimentaire et occupation spatiale du blaireau européen (Meles meles) dans un milieu dominé par l'agriculture intensive.* Travail de diplôme, Université de Neuchâtel, 122 p.

FISCHER C., FERRARI N. & WEBER J.-M. (sous presse). Food resource exploitation by badgers along an altitudinal transect in the Swiss Jura Mountains. *Journal of Zoology, London.*

FISCHER C. & WEBER J.-M. (2003). Distribution of badger setts and latrines in an intensively cultivated landscape. *Revue suisse de Zoologie* 110: 661-668.

FOWLER J., COHEN L. & JARVIS P. (1998). *Practical statistics for field biology.* Second edition. John Wiley & Sons, Chichester, 259 p.

FOWLER P.A. & RACEY P.A. (1988). Overwintering strategies of the badger, *Meles meles*, at 57° N. *Journal of Zoology, London* 214: 635-651.

FRANTZ A., POPE L.C., BURKE T.A., WILSON G.J., DELAHAY R.J. & ROPER T.J. (2003). Reliable microsatellite genotyping of the Eurasian badger (*Meles meles*) from faecal DNA. *Molecular Ecology* 12: 1649-1661.

FRANTZ A.C., SCHAUL M., POPE L.C., PACK F., SCHLEY L., MULLER C.P. & ROPER T.J. (sous presse). Estimating population size by genotyping remotely plucked hair: the Eurasian badger. *Molecular Ecology.*

FUCHS P. (1973). Untersuchungen über die Baue von Rotfüchsen (*Vulpes vulpes* L.) im bernischen Hügelland. *Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern, Neue Folge* 30: 40-50.

G

GALLAGHER J. & CLIFTON-HADLEY R.S. (2000). Tuberculosis in badgers: a review of the disease and its significance for other animals. *Research in Veterinary Science* 69: 203-217.

GALLAGHER J., MUIRHEAD R.H. & BURN K.J. (1976). Tuberculosis in wild badgers (*Meles meles*) in Gloucestershire: pathology. *Veterinary Record* 98: 9-14.

GARNETT B.T., DELAHAY R. & ROPER T.J. (2002). Use of cattle farm resources by badgers (*Meles meles*) and risk of bovine tuberculosis (*Mycobacterium bovis*) transmission to cattle. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 269: 1487-1491.

GARNETT B.T., ROPER T.J. & DELAHAY R. (2003). Use of cattle troughs by badgers (*Meles meles*) – A potential route for the transmission of bovine tuberculosis (*Mycobacterium bovis*) to cattle. *Applied Animal Behaviour Science* 80: 1-8.

GARSHELIS D.L. (2000). Delusions in habitat evaluation: measuring use, selection, and importance. In **BOITANI L. & FULLER T.K.** (éds). *Research Techniques in Animal Ecology. Controversies and Consequences.* Columbia University Press, New York: 111-164.

GILOT B. & AUBERT M.F.A. (1985). Les *Ixodidae* (Acariens, *Ixodoidea*) parasites de Carnivores sauvages dans les Alpes françaises et leur avant-pays. *Acarologia* 26: 215-233.

GITTLEMAN J.L. (1989). Carnivore group living: comparative trends. In **GITTLEMANN J.L.** (éd.). *Carnivore behaviour, ecology, and evolution.* Volume 1. Chapman & Hall, London & Cornell University Press, New York: 183-207.

GITTLEMAN J.L. & HARVEY P.H. (1982). Primate home-range size, metabolic needs and ecology. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 10: 57-64.

GOSZCZYNSKI J. & WOJTOWICZ I. (2001). Annual dynamics of den use by red foxes *Vulpes vulpes* and badgers *Meles meles* in central Poland. *Acta Theriologica* 46: 407-417.

GOOD T. (1997). *A habitat analysis of badger (Meles meles, L.) setts and latrines in Sihlwald (ZH), Switzerland.* Travail de Diplôme, Université de Zurich, 32 p.

GOOD T., HINDENLANG K., IMFELD S. & NIEVERGELT B. (2001). A habitat analysis of badger (*Meles meles*, L.) setts in a semi-natural forest. *Mammalian Biology* 66: 204-214.

GORMAN M.L., KRUUK H. & LEITCH A. (1984). Social functions of the sub-caudal scent gland secretion of the European badger *Meles meles* (*Carnivora: Mustelidae*). *Journal of Zoology, London* 203: 549-559.

GRAF M. (1979). *Untersuchungen zur Alterbestimmung und zum Geschlechtszyklus beim europäischen Dachs in der Schweiz.* Travail de licence, Université de Berne.

GRAF M. (1988). *Die räumliche und zeitliche Habitatnutzung einer Dachspopulation am Gurten bei Bern.* Thèse de doctorat, Université de Berne, 161 p.

GRAF M. (1995). *Meles meles.* In **HAUSSER J.** (éd.). *Atlas des mammifères de Suisse.* Birkhäuser Verlag, Basel: 395-399.

GRAF M. & WANDELER A.I. (1982a). Der Geschlechtszyklus männlicher Dachse (*Meles meles* L.) in der Schweiz. *Revue suisse de Zoologie* 89: 1005-1008.

GRAF M. & WANDELER A.I. (1982b). Alterbestimmung bei Dachsen (*Meles meles* L.). *Revue suisse de Zoologie* 89: 1017-1023.

GRAF M., WANDELER A.I. & LÜPS P. (1996). Die räumliche Habitatnutzung einer Dachspopulation (*Meles meles* L.) im schweizerischen Mittelland. *Revue suisse de Zoologie* 103: 835-850.

GRIFFITHS H.I. (1991). Statut actuel du blaireau (*Meles meles*) en Europe: chasse et protection. *Cahiers d'Éthologie* 11: 67-80.

GRIFFITHS H.I. (1993). The Eurasian badger, *Meles meles* as a commodity species. *Journal of Zoology, London* 230: 340-342.

GRIFFITHS H.I. & THOMAS D.H. (1993). The status of the Badger *Meles meles* (L. 1758) (Carnivora, Mustelidae) in Europe. *Mammal Review* 23: 17-58.

GRIFFITHS H.I. & THOMAS D.H. (1998). *La conservation et la gestion du blaireau d'Europe (Meles meles).* Sauvegarde de la Nature n° 90, Editions du Conseil de l'Europe, Strasbourg, 83 p.

H

HAINARD R. (1997). *Mammifères sauvages d'Europe.* 4ème édition. Delachaux et Niestlé, Lausanne-Paris, 670 p.

HANCOX M. (1980). Parasites and infectious diseases of the Eurasian badger (*Meles meles* L.): a review. *Mammal Review* 10: 151-162.

HANCOX M. (1987). Baculum use in age determination in the Eurasian badger. *Mammalia* 51: 622-625.

HANCOX M. (1988a). Field age determination in the European badger. *La Terre et la Vie – Revue d'écologie* 43: 399-404.

HANCOX M. (1988b). A Review of age determination criteria in the Eurasian badger. *Lynx* 24: 77-86.

HANCOX M. (1993). Delayed implantation in badgers and other mustelids: a review. *Small Carnivore Conservation* 8: 14-15.

HARRINGTON L.A. & MACDONALD D.W. (2002). *A review of the effects of pesticides on wild terrestrial mammals in Britain.* WildCRU Special Publications, Oxford, 104 p.

HARRIS S. (1982). Activity patterns and habitat utilisation of badgers (*Meles meles*) in suburban Bristol: a radio tracking study. *Symposia of the Zoological Society of London* 49: 301-323.

HARRIS S. & CRESSWELL W.J. (1987). Dynamics of a suburban badger (*Meles meles*) population. *Symposia of the Zoological Society of London* 58: 295-311.

HARRIS S., CRESSWELL W.J. & CHEESEMAN C.L. (1992a). Age determination of badgers (*Meles meles*) from tooth wear: the need for a pragmatic approach. *Journal of Zoology, London* 228: 679-684.

HARRIS S., CRESSWELL W.J. & CHEESEMAN C.L. (1992b). An integrated approach to monitoring badger (*Meles meles*) population changes in Britain. In **MCCULLOUGH D.R. & BARNETT R.H.** (éds). *Wildlife 2001: Populations.* Elsevier, Barking: 945-953.

HARRIS S., CRESSWELL W.J., FORDE P.G., TREWHELLA W.J., WOOLLARD T. & WRAY S. (1990). Home-range analysis using radio-tracking data – a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mammal Review* 20: 97-123.

HARRIS S., JEFFERIES D., CHEESEMAN C. & BOOTY C. (1994). *Problems with badgers ?* RSPCA, 3rd edition, Horsham, 87 p.

HARRIS S. & LLOYD H.G. (1991). Fox *Vulpes vulpes*. In **CORBET G.B. & HARRIS S.** (éds). *The handbook of British mammals*. Blackwell Scientific Publications, Oxford: 351-367.

HARRISON J.L. (1958). Range and movement of some Malayan rats. *Journal of Mammalogy* 39: 190-206.

HARVEY P.H. & CLUTTON-BROCK T.H. (1981). Primate home-range size and metabolic needs. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8: 151-155.

HAUSSER J. (1995). *Atlas des mammifères de Suisse*. Birkhäuser Verlag, Basel, 502 p.

HAYNE D.W. (1949). Calculation of size of home range. *Journal of Mammalogy* 30: 1-18.

HENRIOUX F. (1999). Écologie d'une population de Hiboux moyens-ducs *Asio otus* en zone d'agriculture intensive. Thèse de doctorat, Université de Neuchâtel, 117 p.

HENRY C. (1984). Éco-éthologie de l'alimentation du blaireau européen (*Meles meles* L.) dans une forêt du centre de la France. *Mammalia* 48: 490-503.

HENRY C., LAFONTAINE L. & MOUCHÈS A. (1988). Le blaireau *(Meles meles* Linnaeus, 1758). In **ARTOIS M. & DELATTRE P.** (éds). *Encyclopédie des Carnivores de France*. Fascicule n° 7. Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères, Nort sur Erdre (F): 1-35.

HESPENHEIDE H.A. (1975). Prey characteristics and predator niche width. In **CODY M.L. & DIAMOND J.M.** (éds). *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge (USA): 158-180.

HEWSON R. (1986). Distribution and density of fox breeding dens and the effects of management. *Journal of Applied Ecology* 23: 531-538.

HINDENLANG K. (in prep.). *Adjustment of spatial behaviour of badger (Meles meles L.) in response to a heterogeneous environment*. Thèse de doctorat, Université de Zurich.

HOFER H. (1988). Variation in resource presence: utilization and reproductive succes within a population of European badgers (*Meles meles*). *Mammal Review* 18: 25-36.

HOFMANN T. (1999). *Untersuchungen zur Ökologie des Europäischen Dachses (Meles meles, L. 1758) im Hakelwald (nordöstliches Harzvorland)*. Thèse de doctorat, Université Martin Luther, Halle-Wittenberg, 108 p.

HOFMANN T. & STUBBE M. (2001). Life expectancy of the European badger (*Meles meles*, L. 1758) under natural conditions. *Wissenschaftliche Mitteilungen aus dem Niederösterreichischen Landesmuseum* 14: 207-208.

HOFMANN T., EBERSBACH H. & STUBBE M. (2000). Home range-Grösse und Habitatnutzung beim Europäischen Dachs (*Meles meles* L., 1758) im nordöstlichen Harzvorland (Sachsen-Anhalt). *Beiträge zur Jagd- und Wildforschung* 25: 199-209.

HOOGE P.N., EICHENHAUB W. & SOLOMON E. (1999). The animal movement program. USGS. Alaska Biological Science Center, Alaska, United States of America.

HOWARD W.E. (1960). Innate and environmental dispersal of individual vertebrates. *American Midland Naturalist* 63: 152-161.

HUGGETT R.J. (1998). *Fundamentals of biogeography*. Routledge, London, 261 p.

HUNT H.S. (1976). Anaesthesia of European badger using ketamine hydrochloride. *Veterinary Record* 98: 94.

HUTCHINGS M.R., SERVICE K.M. & HARRIS S. (1999). Effects of badger population reduction on the risks of TB infection to cattle posed by badger excreta. In **COWAN D. & FEARE C.** (éds). *Advances in vertebrate pest management*. Filander Verlag, Fürth: 163-176.

HUTCHINGS M.R., SERVICE K.M. & HARRIS S. (2001). Defecation and urination patterns of badgers *Meles meles* at low density in south west England. *Acta Theriologica* 46: 87-96.

HUTCHINGS M.R., SERVICE K.M. & HARRIS S. (2002). Is population density correlated with faecal and urine scent marking in European badgers (*Meles meles*) in the UK ? *Mammalian Biology* 67: 286-293.

I

IFF U. (1974). Es geht um den Dachs. *Feld Wald Wasser, Schweizerische Jagdzeitung* 2: 2-6.

J

JACOBS J. (1974). Quantitative measurement of food selection. A modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index. *Oecologia* 14: 413-417.

JOHNSON D.D.P., BAKER S., MORECROFT M.D. & MACDONALD D.W. (2001a). Long-term resource variation and group size: a large-sample field test of the Resource Dispersion Hypothesis. *Biomedical Central Ecology* 2, 1.

JOHNSON D.D.P., MACDONALD D.W. & DICKMAN A.J. (2000). An analysis and review of models of the sociobiology of the Mustelidae. *Mammal Review* 30: 171-196.

JOHNSDN D.D.P., MACDONALD D.W. & MORECROFT M.D. (2001b). An analysis of social spacing in the European badger (*Meles meles*) in the UK. *Wissenschaftliche Mitteilungen aus dem Niederösterreichischen Landesmuseum* 14: 161-170.

JOHNSON D.D.P., MACDONALD D.W., NEWMAN C. & MORECROFT M.D. (2001c). Group size versus territory size in group-living badgers: a large-sample field test of the Resource Dispersion Hypothesis. *Oikos* 95: 265-274.

JOHNSON D.D.P., JETZ W. & MACDONALD D.W. (2002a). Environmental correlates of badger social spacing across Europe. *Journal of Biogeography* 29: 411-425.

JOHNSDN D.D.P., KAYS R., BLACKWELL P.G. & MACDONALD D.W. (2002b). Does the resource dispersion hypothesis explain group living ? *Trends in Ecology and Evolution* 17: 563-570.

K

KAUFMANN J.H. (1962). Ecology and social behavior of the coati, *Nasua narico* on Barro Colorado Island Panama. *University of California Publications in Zoology* 60: 95-222.

KANEKO Y, MARUYAMA N. & KANZAKI N. (1996). Growth and seasonal change changes in body weight and size of japanese badger in Hinodecho, suburb of Tokyo. *Journal of Wildlife Research* 1: 42-46.

KENWARD R.E. (2000). *A Manual for Wildlife Radio Tagging*. Academic Press, San Diego, 222 p.

KING C.M. (1989a). *The Natural History of Weasels and Stoats*. Christopher Helm, London, 253 p.

KING C.M. (1989b). The avantages and disadvantages to small size to weasels, *Mustela*, species. In **GITTLEMANN J.L.** (éd.). *Carnivore behaviour, ecology, and evolution*. Volume 1. Chapman & Hall, London & Cornell University Press, New York: 302-334.

KINLAW A. (1999). A review of burrowing by semi-fossorial vertebrates in arid environments. *Journal of Arid Environments* 41: 127-145.

KISTLER P. & MISTELI F. (1984). *Oekologische Untersuchungen über das Nahrungsangebot und dessen Nutzung durch den europäischen Dachs (Meles meles L.) im Gebiet des Gurten bei Bern*. Travail de Licence, Université de Berne, 161 p.

KOLLINSKY C. (2000). *Ökologie, Lebensweise und Bestandessituation des Dachses (Meles meles) in Seitentälern der hochmontanen Stufe von Tirol*. Thèse de doctorat, rapport intermédiaire, 19 p.

KOWALCZYK R., BUNEVICH A.N. & JEDRZEJEWSKA B. (2000). Badger density and distribution of setts in Bialowieza Primeval Forest (Poland and Belarus) compared to other Eurasian populations. *Acta Theriologica* 45: 395-408.

KOWALCZYK R., JEDRZEJEWSKA B. & ZALEWSKI A. (2003a). Annual and circadian activity patterns of badgers *Meles meles* in Bialowieza Primeval Forest (eastern Poland) compared with other Palaearctic populations. *Journal of Biogeography* 30: 463-472.

KOWALCZYK R., ZALEWSKI A. & JEDRZEJEWSKA B. (2004). Seasonal and spatial pattern of shelter use by badgers *Meles meles* in Bialowieza Primeval Forest (Poland). *Acta Theriologica* 49: 75-92.

KOWALCZYK R., ZALEWSKI A., JEDRZEJEWSKA B. & JEDRZEJEWSKI W. (2003b). Spatial organization of badgers (*Meles meles*) in Bialowieza Primeval Forest, Poland, and the influence of earthworms on badger densities in Europe. *Canadian Journal of Zoology* 81: 74-87.

KRAPF H. (1997). *Pflanzliches Nahrungsspektrum und -angebot des Dachses (Meles meles L.) im Sihlwald.* Travail de Diplôme, Ecole Polytechnique Fédérale de Zurich, 45 p.

KRUUK H. 1972. *The Spotted Hyena.* Chicago University Press, Chicago.

KRUUK H. (1975). Functional aspects of social hunting by carnivores. In **BAERENDS G., BEER C. & MANNING A.** (éds). *Function and Evolution in Behaviour.* Clarendon Press, Oxford: 119-141.

KRUUK H. (1978a). Spatial organization and territorial behaviour of the European badger (*Meles meles*). *Journal of Zoology, London* 184: 1-20.

KRUUK H. (1978b). Foraging and spatial organisation of the European badger, *Meles meles L. Behavioral Ecology and Sociobiology* 4: 75-89.

KRUUK H. (1989). *The social badger: ecology and behaviour of a group-living carnivore.* Oxford University Press, Oxford, 155 p.

KRUUK H., GORMAN M.L. & LEITCH A. (1984). Scent-marking with the subcaudal gland by the European badger, *Meles meles* L. *Animal Behaviour* 32: 899-907.

KRUUK H. & MACDONALD D.W. (1985). Group territories of carnivores: empires and enclaves. In **SIBLY R.M. & SMITH R.H.** (éds). *Behavioural ecology: ecological consequences of adaptive behaviour.* Symposia of the British Ecological Society 25, Blackwell Scientific Publications, Oxford: 521-536.

KRUUK H. & PARISH T. (1981). Feeding specialization of the European badger *Meles meles* in Scotland. *Journal of Animal Ecology* 50: 773-788.

KRUUK H. & PARISH T. (1982). Factors affecting population density, group size and territory size of the European badger, *Meles meles*. *Journal of Zoology, London* 196: 31-39.

KRUUK H. & PARISH T. (1983). Seasonal and local differences in the weight of European badgers (*Meles meles* L.) in relation to food supply. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 48: 45-50.

KRUUK H. & PARISH T. (1985). Food, food availability and weight of badgers (*Meles meles*) in relation to agricultural changes. *Journal of Applied Ecology* 22: 705-715.

KRUUK H. & PARISH T. (1987). Changes in the size of groups and ranges of the European badger (*Meles meles* L.) in an area in Scotland. *Journal of Animal Ecology* 56: 351-364.

KRUUK H., PARISH T., BROWN C.A.J. & CARRERA J. (1979). The use of pasture by the European badger (*Meles meles*). *Journal of Applied Ecology* 16: 453-459.

L

LABHARDT F. (1996). *Der Rotfuchs.* Verlag Paul Parey, Hamburg, 158 p.

LACHAT FELLER N. (1993). *Éco-éthologie de la fouine (Martes foina Erxleben, 1777) dans le Jura suisse.* Thèse de doctorat, Université de Neuchâtel, 183 p.

LAFONTAINE L. (1983). Blaireaux. *Penn ar bed* 113: 81-128.

LAMBERT A. (1990). Alimentation du blaireau Eurasien (*Meles meles*) dans un écosystème forestier. Variations spatiales du régime et comportement de prédation. *Gibier Faune sauvage* 7: 21-37.

LEYSSAC N. & MADSEN A.B. (2001). Age determination of Eurasian badger (*Meles meles*) from growth lines in tooth sections – preliminary results. *Wissenschaftliche Mitteilungen aus dem Niederösterreichischen Landesmuseum* 14: 107-112.

LIBEREK M. (1999). *Éco-éthologie du chat sauvage (Felis s. silvestris, Schreber 1777) dans le Jura vaudois (Suisse). Influence de la couverture neigeuse.* Thèse de doctorat, Université de Neuchâtel, 257 p.

LINDSAY I.M. & MACDONALD D.W. (1985). The effects of disturbance on the emergence of Eurasian badgers in Winter. *Biological Conservation* 34: 289-306.

LINDSTRÖM E. (1980). The red fox in a small game community of the south taiga region in Sweden. In **ZIMEN E.** (éd.). *The Red Fox.* Junk, The Hague: 177-184.

LINDSTRÖM E. (1986). Territory inheritance and the evolution of group-living in carnivores. *Animal Behaviour* 34: 1825-1835.

LLOYD J.R. (1968). Factors affecting the emergence times of the badger (*Meles meles*) in Britain. *Journal of Zoology, London* 155: 223-227.

LONG C.A. & KILLINGLEY C.A. (1983). *Badgers of the World.* Charles C. Thomas, Springfield, Illinois, 404 p.

LÜPS P. (1983). Daten zur morphologischen Entwicklung des Dachses *Meles meles* L. *Naturhistorisches Museum Bern Kleine Mitteilungen* 11: 1-11.

LÜPS P. (1984). Gewichtsschwankungen beim Dachs (*Meles meles* L.) im bernischen Mittelland, nebst Bemerkungen zu seiner Biologie. *Jahrbuch Naturhistorisches Museum Bern* 8: 273-289.

LÜPS P. (1988). Der Dachs und die Landwirtschaft – Ein Wildtier im Konflikt mit dem Menschen. *Natur und Mensch* 30: 136-139.

LÜPS P. (1989). Geschlechtsdimorphismus beim Dachs *Meles meles* L. – Ausprägungsgrad und Versuch einer Interpretation. In **STUBBE M.** (éd.). *Populationsökologie marderartiger Säugetiere.* Band 2, Wiss. Beitr. Univ. Halle 1989/37 (P39): 531-542.

LÜPS P., GRAF M. & KAPPELER A. (1987). Möglichkeiten der Alterbestimmung beim Dachs *Meles meles* (L.). *Jahrbuch Naturhistorisches Museum Bern* 9: 185-200.

LÜPS P. & WANDELER A.I. (1993). *Meles meles* (Linnaeus, 1758) – Dachs. In **STUBBE M. & KRAPP F.** (éds). *Handbuch der Säugetiere Europas.* Band 5/II: Raubsäuger (Teil II). AULA-Verlag, Wiesbaden: 855-906.

M

MACDONALD D.W. (1981). Resource dispersion and the social organization of the red fox (*Vulpes vulpes*). In **CHAPMAN J.A. & PURSLEY D.** (éds). *Proceedings of the Worldwide Furbearer Conference. Volume I.* University of Maryland Press, Maryland: 918-949.

MACDONALD D.W. (1983). The ecology of carnivore social behaviour. *Nature* 301: 379-384.

MACDONALD D.W. (1992). The velvet claw: a natural history of the carnivores. BBC Publications, London, 256 p.

MACDONALD D.W. (1995). European mammals: evolution and behaviour. Harper Collins, London, 352 p.

MACDONALD D.W., ANWAR M., NEWMAN C., WOODROFFE R. & JOHNSON P.J. (1999). Inter-annual differences in the age-related prevalences of *Babesia* and *Trypanosoma* parasites of European badgers (*Meles meles*). *Journal of Zoology, London* 247: 65-70.

MACDONALD D.W. & CARR G.M. (1989). Food security and the rewards of tolerance. In **STANDEN V. & FOLEY R.** (éds). *Comparative socioecology: the behavioural ecology of humans and animals.* Blackwell Scientific Publications, Oxford: 75-99.

MACDONALD D.W. & NEWMAN C. (2002). Badger (*Meles meles*) population dynamics in Oxfordshire, UK: numbers, density and cohort life histories, and a possible role of climate change in population growth. *Journal of Zoology, London* 256: 121-138.

MACDONALD D.W., NEWMAN C., STEWART P.D., DOMINGO-ROURA X. & JOHNSON P.J. (2002). Density-dependent regulation of body mass and condition in badgers (*Meles meles*) from Wytham Woods. *Ecology* 83: 2056-2061.

MACKINTOSH C.G., MACARTHUR J.A., LITTLE T.W.A. & STUART P. (1976). The immobilisation of the badger (*Meles meles*). *British Veterinary Journal* 132: 609-614.

MAHER C.R & LOTT D.F. (1995). Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrates spacing systmes. *Animal Behaviour* 49: 1581-1597.

MARASSI M. & BIANCARDI C.M. (2002a). Use of Eurasian badger (*Meles meles*) setts and latrines in a area of the Italian Prealps (Lombardy, Italy). *Small Carnivore Conservation* 26: 17-19.

MARASSI M. & BIANCARDI C.M. (2002b). Diet of the Eurasian badger (*Meles meles*) in an area of the Italian Prealps. *Hystrix* 13: 19-28.

MARTÍN R., RODRÍGUEZ A. & DELIBES M. (1995). Local feeding specialization by badgers (*Meles meles*) in a mediterranean environment. *Oecologia* 101: 45-50.

MARTÍN-FRANQUELO R. & DELIBES M. (1985). *Ecology of the badger in Doñana, Mediterranean Spain.* Unpublished paper presented at the IVth International Theriological Congress, Edmonton.

MAUREL D., COUTAND C., BOISSIN-AGASSE L. & BOISSIN J. (1986). Seasonal moulting patterns in three fur bearing mammals: the European badger (*Meles meles* L.), the red fox (*Vulpes vulpes* L.) and the mink (*Mustela vison*). A morphological and histological study. *Canadian Journal of Zoology* 64: 1757-1764.

MEIA J.-S. (1994). *Organisation sociale d'une population de renards (Vulpes vulpes) en milieu montagnard.* Thèse de Doctorat, Université de Neuchâtel, 208 p.

MEIA J.-S. (2003). *Le renard.* Delachaux et Niestlé, Paris, 180 p.

MEIA J.-S., AUBRY S., FERRARI N., LACHAT N., MERMOD C. & WEBER J.-M. (1993). Observations nocturnes au phare dans le Jura bernois: Septembre 1988-août 1991. *Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern, Neue Folge* 50: 193-202.

MEIA J.-S. & WEBER J.-M. (1992). Characteristics and distribution of breeding dens of the Red fox (*Vulpes vulpes*) in a mountainous habitat. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 57: 137-143.

MEIA J.-S. & WEBER J.-M. (1993). Choice of resting sites by female foxes *Vulpes vulpes* in a moutainous habitat. *Acta Theriologica* 38: 81-91.

MILLSPAUGH J. & MARZLUFF J. (éds) (2001). *Radio Tracking and Animal Populations.* Academic Press, San Diego, 474 p.

MINDER I. (1999). *Untersuchung der Nahrungsnutzung des Europäischen Dachses (Meles meles L.) im Gebiet Sihlwald anhand von Kotanalysen.* Travail de Diplôme, Université de Zurich, 79 p.

MOHR C.O. (1947). Table of equivalent populations of North American small mammals. *American Naturalist* 37: 223-249.

MONNIER M.-F. (1993). *Le blaireau (Meles meles L.) dans le cantan de Neuchâtel (Suisse).* Travail de diplôme, Université de Neuchâtel, 99 p.

MOORS P.J. (1980). Sexual dimorphism in the body size of mustelids (Carnivora): the roles of food habits and breeding systems. *Oikos* 34: 147-158.

MUIRHEAD R.H., GALLAGHER J. & BURN K.J. (1974). Tuberculosis in wild badgers in Gloucestershire: epidemiology. *Veterinary Record* 95: 552.

N

NABULON T. (1998). *Wo kann der Dachs (Meles meles L.) im Sihlwald Regenwürmer (Lumbricidae) finden ? Untersuchung über Angebot und Verfügbarkeit von Regenwürmern für Wildtiere im Sihlwald.* Travail de diplôme, Université de Zurich.

NEAL E.G. & CHEESEMAN C. (1991). Badger. In **CORBET G.B. & HARRIS S.** (éds). *The Handbook of British Mammals.* 3ème édition. Blackwell Scientific Publications, Oxford: 415-423.

NEAL E.G. & CHEESEMAN C. (1996). *Badgers.* T. & A.D. Poyser, London, 271 p.

NEAL E.G. & ROPER T.J. (1991). The environmental impact of badgers (*Meles meles*) and their setts. *Symposia of the Zoological Society of London* 63: 89-106.

NEU C.W., BYERS C.R. & PEEK J.M. (1974). A technique for analysis of utilization-availability data. *Journal of Wildlife Manogement* 38: 541-545.

NEWMAN C., MACDONALD D.W. & ANWAR M.A. (2001). Coccidiosis in the European badger, *Meles meles* in Wytham Woods: infection and consequences for grwoth and survival. *Porasitology* 123: 133-142.

NOBLE G.K. (1939). The role of dominance in the social life of birds. *Auk* 56: 263-273.

NOLET B.A. & KILLINGLEY C.A. (1987). The effects of a change on food availability on group and territory size of a clan of badgers *Meles meles* (L., 1758). *Lutra* 30: 1-8.

O

O'CORRY-CROWE G., EVES J. & HAYDEN T.J. (1993). Sett distribution, territory size and population density of badgers (*Meles meles*) in east Offaly. In **HAYDEN T.J.** (éd.). *The badger*. Royal Irish Academy, Dublin: 35-56.

O'CORRY-CROWE G., HAMMOND R., EVES J. & HAYDEN T.J. (1996). The effect of reduction in badger density on the spatial organisation and activity of badgers *Meles meles* L. in relation to farms in central Ireland. *Proceedings of the Royal Irish Academy* 96B: 147-158.

OSTLER J.R. & ROPER T.J. (1998). Change in size, status, and distribution of badger *Meles meles* L. setts during a 20-year period. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 63: 200-209.

P

PAGE R.J.C., ROSS J. & LANGTON S.D. (1994). Seasonality of reproduction in the European badger *Meles meles* in south-west England. *Journal of Zoology, London* 233: 69-91.

PACQUOT A. & LIBOIS R.M. (1986). Étude des critères d'implantation du terrier chez le renard roux (*Vulpes vulpes* L) du pays de Liège. *Cahiers d'Éthologie appliquée* 6: 7-26.

PARISH T. & KRUUK H. (1982). The uses of radio tracking combined with other techniques in studies of Badger ecology in Scotland. *Symposia of the Zoological Society of London* 49: 291-299.

PIGOZZI G. (1987). *Behaviourol ecology of the Europeon badger (Meles meles L.): diet, food availability and use of space in the Maremma Natural Park, Central Italy*. Thèse de doctorat, Université d'Aberdeen.

PIGOZZI G. (1988). The capture and immobilization of the European badger, *Meles meles* (L.), in its natural environment. *Atti della Società italiana di Scienze Naturali e del Museo civico di Storia naturale di Milano* 129: 56-70.

PITELKA R.S. (1959). Numbers, breeding schedule, and territoriality in pectoral sandpipers of northern Alaska. *Condor* 61: 233-264.

POWELL R.A. (1979). Mustelid spacing patterns: variation on a theme by *Mustela*. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 50: 153-165.

POWELL R.A. (2000). Animal home ranges and territories and home range estimators. In **BOITANI L. & FULLER T.K.** (éds). *Research Techniques in Animal Ecology. Controversies and Consequences*. Columbia University Press, New York: 65-110.

R

REVILLA E., DELIBES M., TRAVAINI A. & PALOMARES F. (1999). Physical and population parameters of Eurasian badgers (*Meles meles* L.) from Mediterranean Spain. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 64: 269-276.

REVILLA E. & PALOMARES F. (1999). Changes in the behaviour of a male Eurasian badger: evidence in favour of the anti-kleptogamy hypothesis ? *Acta Theriologica* 44: 471-476.

REVILLA E. & PALOMARES F. (2002a). Does local feeding specialization exist in Eurasian badgers ? *Canadian Journal of Zoology* 80: 83-93.

REVILLA E. & PALOMARES F. (2002b). Spatial organization, group living and ecological correlates in low-density populations of Eurasian badgers, *Meles meles*. *Journal of Animal Ecology* 71: 497-512.

REYNOLDS T.D. & LAUNDRÉ J.W. (1990). Time intervals for estimating pronghorn and coyote home ranges and daily movements. *Journal of Wildlife Management* 54: 316-322.

ROBIN K. (1983). Blick in einen Dachsbau. *Wildbiologie – Schweizerische Wildbiologische Untersuchungen* 6/9: 1-8.

RODRÍGUEZ A., MARTÍN R. & DELIBES M. (1996). Space use and activity in a mediterranean population of badgers *Meles meles*. *Acta Theriologica* 41: 59-72.

ROGERS L.M., CHEESEMAN C.L. & LANGTON S. (1997a). Body weight as an indication of density-dependent population regulation in badgers (*Meles meles*) at Woodchester Park, Gloucestershire. *Journal of Zoology, London* 242: 597-604.

ROGERS L.M., CHEESEMAN C.L. & MALLINSON P.J. (1997b). The demography of a high-density badger (*Meles meles*) population in the west of England. *Journal of Zoology, London* 242: 705-728.

ROGERS L.M., DELAHAY R., CHEESEMAN C.L., LANGTON S., SMITH G.C. & CLIFTON-HADLEY R.S. (1998). Movement of badgers (*Meles meles*) in a high-density population: individual, population and disease effects. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 265: 1269-1276.

ROONEY S.M., WOLFE A. & HAYDEN T.J. (1998). Autocorrelated data in telemetry studies: time to independence and the problem of behavioural effects. *Mammal Review* 28: 89-98.

ROPER T.J. (1992a). The structure and function of badger setts. *Journal of Zoology, London* 227: 691-698.

ROPER T.J. (1992b). Badger *Meles meles* setts – architecture, internal environment and function. *Mammal Review* 22: 43-53.

ROPER T.J. (1993). Badger setts as a limiting resource. In **RAYDEN T.J.** (éd.). *The badger*. Royal Irish Academy, Dublin: 26-34.

ROPER T.J. (1994). The European badger *Meles meles* – Food specialist or generalist ? *Journal of Zoology, London* 234: 437-452.

ROPER T.J. & CHRISTIAN S.F. (1992). Sett use in badgers (*Meles meles*). In **PRIEDE I.G. & SWIFT S.M.** (éds). *Wildlife Telemetry: remote monitoring and tracking of animals*. Ellis Harwood, Chichester: 661-669.

ROPER T.J., CHRISTIAN S.F., FEE O.J. & TAIT A.I. (1992). Architecture and contents of four badger (*Meles meles*) setts. *Mammalia* 56: 65-70.

ROPER T.J., CONRADT L., BUTLER J., CHRISTIAN S.E., OSTLER J. & SCHMID T.K. (1993). Territorial marking with faeces in badgers (*Meles meles*): a comparison of boundary and hinterland latrine use. *Behaviour* 127: 289-307.

ROPER T.J., FINDLAY S.R., LÜPS P. & SHEPHERDSON D.J. (1995). Damage by badgers *Meles meles* to wheat *Triticum vulgare* and barley *Hordeum sativum* crops. *Journal of Applied Ecology*. 32: 720-726.

ROPER T.J. & LÜPS P. (1993). Disruption of territorial behaviour in badgers *Meles meles*. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 58: 252-255.

ROPER T.J. & LÜPS P. (1995). Diet of badgers (*Meles meles*) in central Switzerland: an analysis of stomach contents. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 60: 9-19.

ROPER T.J., OSTLER J.R. & CONRADT L. (2003). The process of dispersal in badgers *Meles meles*. *Mammal Review* 33: 314-318.

ROPER T.J., OSTLER J.R., SCHMID T.K. & CHRISTIAN S.F. 2001. Sett use in European badgers *Meles meles*. *Behaviour* 138: 173-187.

ROPER T.J., SHEPHERDSON D.J. & DAVIES J.M. (1986). Scent marking with faeces and anal secretion in the European badger (*Meles meles*): seasonal and spatial characteristics of latrine use in relation to territoriality. *Behaviour* 97: 94-117.

ROPER T.J., TAIT A.I., CHRISTIAN S.F. & FEE D.J. (1991a). Excavation of three badger (*Meles meles* L.) setts. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 56: 129-134.

ROPER T.J., TAIT A.I., FEE D.J. & CHRISTIAN S.F. (1991b). Internal structure and contents of three badger (*Meles meles* L.) setts. *Journal of Zoology, London* 225: 115-124.

ROSALINO L.M. (2004). *Environmental determinants of badger (Meles meles) density and sociality in mediterranean woodlands.* Thèse de doctorat, Université de Lisbonne, 234 p.

RYELANDT D.E. (1972). Conséquence de la lutte contre la rage: le blaireau en voie de disparition complète. *Bulletin du Réseau des naturalistes et ornithologues de Belgique* 19: 13-16.

S

SADLIER L.M.J., WEBBON C.C., BAKER P.J. & HARRIS S. (2004). *Methods of monitoring foxes Vulpes vulpes* and badgers *Meles meles*: are field signs the answer ? *Mammal Review* 34: 75-98.

SALVATORI V., SKIDMORE A.K., CORSI F. & MEER F. (1999). Estimating temporal independance of radio-telemetry data on animal activity. *Journal of theoretical Biology* 198: 567-574.

SANDELL M. (1989). The mating tactics and spacing patterns of solitary carnivores. In **GITTLEMANN J.L.** (éd.). *Carnivore behaviour, ecology, and evolution.* Volume 1. Chapman & Hall, London & Cornell University Press, New York: 164-182.

SANDELL M. (1990). The evolution of seasonal delayed implantation. *Quarterly Review of Biology* 65: 23-42.

SCHLEY L. (2000). *The badger Meles meles L. and the wild boar Sus scrofa: distribution and damage to agricultural crops in Luxembourg.* Thèse de doctorat, Université du Sussex, 162 p.

SCHLEY L., SCHAUL M. & ROPER T.J. (2004). Distribution and density of badgers *Meles meles* in Luxemburg. *Mammal Review* 34: 233-240.

SCHMID M. (1999). *Angebot und Verfugbarkeit der Laufkäfer (Carabidae) für den Dachs (Meles meles L.) im Sihlwald.* Travail de Diplôme, Université de Zurich.

SCHOENER T.W. 1981. An empirically based estimate of home range. *Theoretical Population Biology* 20: 281-325.

SEILER A., LINDSTRÖM E. & STENSTRÖM D. (1995). Badger abundance and activity in relation to fragmentation of foraging biotopes. *Annales Zoologica Fennici* 32: 37-45.

SELL K. (1998). *Évolution des rythmes d'activité et du comportement spatio-temporel des jeunes blaireaux (Meles meles L., 1758) ainsi que le rôle joué par ce mustélidé dans l'éco-épidémiologie de la borréliose de Lyme.* Travail de Licence, Université de Neuchâtel, 104 p.

SERVICE K.M., BRERETON R.G. & HARRIS S. (2001). Analysis of badger urine volatiles using gas chromatography-mass spectrometry and pattern recognition techniques. *Analyst* 126: 615-623.

SERVICE K.M. & HARRIS S. (2001). Remote monitoring of badgers (*Meles meles*) for testing discrimination between urine samples from donors of different age and sex categories. In **MARCHLEWSKA-KOJ A., LEPRI J.J. & MÜLLER-SCHWARZE D.** (éds). *Chemical signals in vertebrates 9.* Plenum Press, Oxford: 451-457.

SHEPHERDSON D.J., ROPER T.J. & LÜPS P. (1990). Diet, food availability and foraging behaviour of badgers (*Meles meles* L.) in southern England. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 55: 81-93.

SHINE R. (1989). Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *Quarterly Review of Biology* 64: 419-461.

SKINNER C.A. & SKINNER P.J. (1988). Food of Badgers (*Meles meles*) in an arable area of Essex. *Journal of Zoology, London* 215: 360-362.

SKINNER C.A., SKINNER P.J. & HARRIS S. (1991). An analysis of some of the factors affecting the current distribution of badger (*Meles meles*) setts in Essex. *Mammal Review* 21: 51-65.

SKOOG P. (1970). The food of the Swedish badger, *Meles meles L. Viltrevy* 7: 1-120.

SLEEMAN D.P. (1992). Long-distance movements in an Irish badger population. In **PRIEDE I.G. & SWIFT S.M.** (éds). *Wildlife Telemetry: remote monitoring and tracking of animals*. Ellis Harwood, Chichester: 670-676.

SLEEMAN D.P. & KELLY T. (1997). Parasites and diseases of Irish badgers (*Meles meles*). *Small Carnivore Conservation* 17: 20-21.

SLEEMAN D.P. & MULCAHY M.F. (1993). Behaviour of Irish Badgers in relation to bovine tuberculosis. In **HAYDEN T.J.** (éd.). *The badger*. Royal Irish Academy, Dublin: 154-165.

SMAL C.M. (1993). The national badger survey: preliminary results for the Irish Republic. In **HAYDEN T.J.** (éd.). *The badger*. Royal Irish Academy, Dublin: 9-22.

SMITH G.C., CHEESEMAN C.L. & CLIFTON-HADLEY R.S. (1997). Modelling the control of bovine tuberculosis in badgers in England: culling and the release of lactating females. *Journal of Applied Ecology* 34: 1375-1386.

STEWART P.D., ANDERSON C. & MACDONALD D.W. (1997). A mechanism for passive range exclusion: evidence from the European badger (*Meles meles*). *Journal of theoretical Biology* 184: 279-289.

STEWART P.D., BONESI L. & MACDONALD D.W. (1999). Individual differences in den maintenance effort in a communally dwelling mammal: the Eurasian badger. *Animal Behaviour* 57: 153-161.

STEWART P.D., MACDONALD D.W., NEWMAN C. & CHEESEMAN C.L. (2001). Boundary faeces and matched advertisement in the European badger (*Meles meles*): a potential role in range exclusion. *Journal of Zoology, London* 255: 191-198.

STEWART P.D., MACDONALD D.W., NEWMAN C. & TATTERSALL F.H. (2002). Behavioural mechanisms of information transmission and reception by badgers, *Meles meles*, at latrines. *Animal Behaviour* 63: 999-1007.

STIEBLING U. (2000). *Untersuchungen zur Habitatnutzung des Rotfuchses, Vulpes vulpes (L., 1758), in der Agrarlandschaft als Grundlage für die Entwicklung von Strategien des Natur- und Artenschutzes sowie der Tierseuchenbekämpfung*. Thèse de doctorat, Université Humboldt, Berlin, 108 p.

STOPKA P. & JOHNSON D.D.P. (2000). Badger (*Meles meles*) as a model species for the development of ecological and behavioral research. *Lynx* 31: 125-131.

STUBBE M. (1965). Zur Biologie der Raubtiere eines abgeschlossenen Waldgebietes. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* 11: 73-102.

STUBBE M. (1980). Biometrie und Morphologie des mitteleuropäischen Dachses *Meles meles* (L., 1758). *Säugetierkundliche Informationen* 1: 3-26.

STUBBE M. (1989). Dachs *Meles meles* (L.). In **STUBBE H.** (éd.). *Buch der Hege*. Band 1: Haarwild. 4. Auflage. Verlag Harri Deutsch, Thun und Frankfurt/Main: 456-477.

STUBBE M. (1993). Familie Mustelidae Swainson, 1835 – Marder. In **STUBBE M. & KRAPP F.** (éds). *Handbuch der Säugetiere Europas*. Band 5/I: Raubsäuger (Teil I). AULA-Verlag, Wiesbaden: 365-369.

SUTHERLAND W.J. (1998). *The conservation handbook: research, management and policy*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 278 p.

SWIHART R.K. & SLADE N.A. (1985). Testing for independence of observations in animal movements. *Ecology* 66: 1176-1184.

T

TANAKA H., YAMANAKA A. & ENDO K. (2002). Spatial distribution and sett use by the Japanese badger, *Meles meles anakuma*. *Mammal Study* 27: 15-22.

THOMPSON G.B. (1961). The ectoparasites of the badger *Meles meles*. *Entomologist's Monthly Magazine* 97: 156-158.

THORNTON P.S. (1988). Density and distribution of badgers in south-west England – a predictive model. *Mammal Review* 18: 11-23.

TORRES J., MIQUEL J. & MOTJE M. (2001). Helminth parasites of the Eurasian badger (*Meles meles* L.) in Spain: a biogeographic approach. *Parasitology Research* 87: 259-263.

TRAVAINI A., FERRERAS P., ALDAMA J.J., FEDRIANI J.M. & DELIBES M. (1994). Chemical immobilization of wild badgers (*Meles meles*). *Revue de Médecine Vétérinaire* 145: 577-580.

TUYTTENS F.A.M., BARON L., ROGERS L.M., MALLINSON P.J. & MACDONALD D.W. (2000a). *Wildlife management and scientific research: a retrospective evaluation of two badger removal* operations for the control of bovine tuberculosis. In **GRIFFITHS H.I.** (éd.). *Mustelids in a modern world. Management and conservation aspects of small carnivore: human interactions.* Backhuys Publishers, Leiden: 247-265.

TUYTTENS F.A.M., DELAHAY R.J., MACDONALD D.W., CHEESEMAN C.L., LONG B. & DONNELLY C.A. (2000b). Spatial perturbation caused by a badger (*Meles meles*) culling operation: implications for the function of territoriality and the control of bovine tuberculosis (*Mycobacterium bovis*). *Journal of Animal Ecology* 69: 815-828.

TUYTTENS F.A.M., LONG B., FAWCETT T., SKINNER A., BROWN J.A., CHEESEMAN C.L., RODDAM A.W. & MACDONALD D.W. (2001a). Estimating group size and population density of Eurasian badgers (*Meles meles*) by quantifying latrine use. *Journal of Applied Ecology* 38: 1114-1121.

TUYTTENS F.A.M., MACDONALD D.W., DELAHAY R., ROGERS L.M., MALLINSON P., DONNELLY C.A. & NEWMAN C. (1999). Differences in trappability of European badgers *Meles meles* in three populations in England. *Journal of Applied Ecology* 36: 1051-1062.

TUYTTENS F.A.M., MACDONALD D.W., ROGERS L.M., CHEESEMAN C.L. & RODDAM A.W. (2000c). Comparative study on the consequences of culling badgers (*Meles meles*) on biometrics, population dynamics and movement. *Journal of Animal Ecology* 69: 567-580.

TUYTTENS F.A.M., MACDONALD D.W., SWAIT E. & CHEESEMAN C.L. (1999). Estimating population size of Eurasian badgers (*Meles meles*) using mark-recapture and mark-resight. *Journal of Mammalogy* 80: 950-960.

TUYTTENS F.A.M., STAPLEY N., STEWART P.D. & MACDONALD D.W. (2001b). Vigilance in badgers *Meles meles*: the effects of group size and human persecution *Acta Theriologica* 46: 79-86.

V

VAN TEEFFELEN A., ELMEROS M. & MADSEN A.B. (2001). Diurnal resting of European badger (*Meles meles*) in Denmark. *Wissenschaftliche Mitteilungen aus dem Niederösterreichischen Landesmuseum* 14: 171-173.

VAUGHAN T.A., RYAN J.M. & CZAPLEWSKI N.J. (2000). *Mammalogy*. Saunders College Publishing, Philadelphia, 565 p.

VON SCHANTZ T. (1984a). Carnivore social behaviour – does it need patches ? *Nature* 307: 389.

VON SCHANTZ T. (1984b). Spacing strategies, kin selection, and population regulation in altricial vertebrates. *Oikos* 42: 48-58.

W

WANDELER A.I. & GRAF M. (1982). Der Geschlechtzyklus weiblicher Dachse (*Meles meles* L.) in der Schweiz. *Revue suisse de Zoologie* 89: 1009-1016.

WASER P.M. (1981). Sociality or territorial defense ? The influence of resource renewal. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8: 231-237.

WEBER D. (1983). Lage und Verteilung der Fuchsbaue in verschiedenen Landschaften des Saarlandes. *Zoologischer Anzeiger* 211: 237-263.

WEBER D. (1985). Zur Baubenutzung und ihrer Funktion beim Fuchs (*Vulpes vulpes* L.). *Zeitschrift für Säugetierkunde 50*: 356-368.

WEBER J.-M. & AUBRY S. (1994). Dietary response of the European badger, *Meles meles*, during a population outbreak of water voles, *Arvicola terrestris scherman*. *Journal of Zoology, London* 234: 687-690.

WHELAN R. & HAYDEN T.J. (1993). The reproductive cycle of the female badger (*Meles meles* L.) in East Offaly. In **HAYDEN T.J.** (éd.). *The badger*. Royal Irish Academy, Dublin: 64-77.

WHITE G.C. & GARROTT R.A. (1990). Analysis of wildlife radio-tracking data. Academic Press, San Diego, 396 p.

WHITE P.C.L. & HARRIS S. (1995a). Bovine tuberculosis in badger (*Meles meles*) populations in southwest England: the use of a spatial stochastic simulation model to understand the dynamics of the disease. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 349: 391-413.

WHITE P.C.L. & HARRIS S. (1995b). Bovine tuberculosis in badger (*Meles meles*) populations in southwest England: an assessment of past, present and possible future control strategies using simulation modelling. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 349: 415-432.

WIERTZ J. (1993). Fluctuations in the Dutch badger *Meles meles* population between 1960 and 1990. *Mammal Review* 23: 59-64.

WIERTZ J. & VINK J. (1986). The present status of the badger *Meles meles* (L., 1758) in the Netherlands. *Lutra* 29: 21-53.

WILSON E.D. (1975). *Sociobiology: The New Synthesis*. Harvard University Press, Cambridge, MA.

WILSON C.J. (1993). Badger damage to growing oats and an assessment of electric fencing as a means of its reduction. *Journal of Zoology, London* 231: 668-675.

WILSON G.J. & DELAHAY R.J. (2001). A review of methods to estimate the abundance of terrestrial carnivores using field signs and observation. *Wildlife Research* 28: 151-154.

WILSON G.J., DELAHAY R.J., DE LEEUW A.N.S., SPYVEE P.D. & HANDOLL D. (2003a). Quantification of badger (*Meles meles*) sett activity as a method of predicting badger numbers. *Journal of Zoology, London* 259: 49-56.

WILSON G.J., FRANTZ A.C., POPE L.C., ROPER T.J., BURKE T.A., CHEESEMAN C.L. & DELAHAY R.J. (2003b). Estimation of badger abundance using faecal DNA typing. *Journal of Applied Ecology* 40: 658-666.

WILSDN G., HARRIS S. & MCLAREN G. (1997). *Changes in the British Badger Population, 1988-1997*. People's Trust for Endangered Species, London, 142 p.

WOLFF J.O. & PETERSON J.A. (1998). An offspring-defence hypothesis for territoriality in female mammals. *Ethology, Ecology and Evolution* 10: 227-239.

WOODROFFE R.B. (1993). Alloparental behaviour in the European badger. *Animal Behaviour* 46: 413-415.

WOODROFFE R.B. (1995). Body condition affects implantation date in the European badger, *Meles meles*. *Journal of Zoology, London* 236: 183-188.

WODDROFFE R.B., FROST S.D.W. & CLIFTON-HADLEY R.S. (1999). Attempts to control tuberculosis in cattle by removing infected badgers: constraints imposed by live test sensitivity. *Journal of Applied Ecology* 36: 494-501.

WOODROFFE R.B. & MACDONALD D.W. (1992). Badger clans: demographic groups in an antisocial species. *Journal of Zoology, London* 227: 696-698.

WOODROFFE R.B. & MACDONALD D.W. (1993). Badger sociality – models of spatial grouping. *Symposia of the Zoological Society of London* 65: 145-169.

WOODROFFE R. & MACDONALD D.W. (1995a). Female/female competition in European badgers *Meles meles*: effects on breeding success. *Journal of Animal Ecology* 64: 12-20.

WOODROFFE R. & MACDONALD D.W. (1995b). Costs of breeding status in the European Badger, *Meles meles*. *Journal of Zoology, London* 235: 237-245.

WOODROFFE R.B. & MACDDNALD D.W. (2000). Helpers provide no detectable benefits in the European badger (*Meles meles*). *Journal of Zoology, London* 250: 113-119.

WOODROFFE R.B., MACDONALD D.W. & CHEESEMAN C.L. (1997). Endocrine correlates of constrasting male mating strategies in the European badger (*Meles meles*). *Journal of Zoology, London* 241: 291-300.

WOODROFFE R.B., MACDONALD D.W. & DA SILVA J. (1993). Dispersal and philopatry in the European badger. *Journal of Zoology, London* 237: 227-239.

Z

ZABALA J., GARIN I., ZUBEROGDITIA I. & AIHARTZA J. (2002a). Habitat selection and diet of badgers (*Meles meles*) in Biscay (north Iberian Peninsula). *Italian Journal of Zoology* 69: 233-238.

ZABALA J., ZUBEROGOITIA I., GARIN I. & AIHARTZA J.R. (2002b). Seasonal activity patterns of badgers (*Meles meles*) related to food availabilty and requirements. *Estudios del Museo de Ciencas Naturales de Àlada* 17: 201-207.

ZEJDA J. & NESVADBOVÁ J. (1983). Habitat selection and population density of the badger (*Meles meles*) in Bohemia and Moravia. *Folia Zoologica* 32: 319-333.

ZIMEN E. (1984). Long range movements of the red fox, *Vulpes vulpes* L. *Acta Zoologica Fennica* 171: 267-270.

10. Publications, congrès et conférences

10.1. PUBLICATIONS

Certains aspects de ce travail de thèse ont fait l'objet des publications préliminaires suivantes:

DO LINH SAN E. (2002a). Socialité, territorialité et dispersion chez le Blaireau européen (*Meles meles L.*): état des connaissances, hypothèses et besoins de recherche. In **CHAPRON G. & MOUTOU F.** (éds). *L'étude et la conservation des Carnivores.* Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, Paris: 74-86.

DO LINH SAN E. (2002b). Biologie et écologie du blaireau *Meles meles* (Mustelidae, Carnivora) dans la Broye: résultats préliminaires. *Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles* 88: 77-119.

DO LINH SAN E. (2002c). Utilisation des terriers par le blaireau (*Meles meles*) et le renard (*Vulpes vulpes*) dans la Broye vaudoise et fribourgeoise. *Bulletin de la Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles* 91: 101-124.

DO LINH SAN E. (2002d). *Le blaireau.* Éveil Nature, Saint Yrieix sur Charente, 72 p.

DO LINH SAN E. (2003a). Caractéristiques des terriers de blaireaux (*Meles meles*) et de renards (*Vulpes vulpes*) sur la rive Sud du lac de Neuchâtel: une analyse préliminaire. *Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern, Neue Folge* 60: 99-119.

DO LINH SAN E. (2004b). Was Feldzeichen verraten: biologische Informationen am Beispiel von Fuchs und Dachs. *Wildbiologie – Methoden* 3/19: 1-16.

DO LINH SAN E., FERRARI N. & WEBER J.-M. (2003b). Quelques observations sur la période de mise bas et le succès reproductif du blaireau (*Meles meles*) dans l'Ouest de la Suisse. *Bulletin de la Société neuchâteloise des Sciences naturelles* 126: 75-88.

10.2. CONGRÈS

Au cours de ce travail de thèse, nous avons participé à différents congrès et présenté les travaux (posters ou présentations orales) suivants:

DO LINH SAN E. (1999a). Dispersal and other movement patterns of the European badger (*Meles meles*) in a low density population: a radio-tracking and genetic study. Poster présenté au *XVIIIth International Mustelid Colloquium* (Zeillern, Autriche, octobre 1999) et au *Satellite Symposium on Evolution, Ecology and Behaviour 2000* (Lausanne, Suisse, février 2000).

DO LINH SAN E. (1999b). The critical energy threshold: a hypothesis to account for the variation observed in Badger (*Meles meles* L.) social and spatial organization. Présentation orale pour le *WildCRU Autumn Seminar 1999* (Oxford, Angleterre, Novembre-Décembre 1999).

DO LINH SAN E. (2003b). Food dispersion is not enough: an integrative approach of the determinants of sociality in Eurasian badgers (*Meles meles*). Présentation orale pour le *IVth European Congress of Mammalogy* (Brno, République Tchéque, Juillet-Août 2003).

DO LINH SAN E. (2003c). Some applications and perspectives of the use of field signs in the study of two burrowing mammals, the European badger (*Meles meles*) and the Red fox (*Vulpes vulpes*). Présentation orale pour le *XXVIth Congress of the IUGB & Xth International Perdix Symposium* (Braga, Portugal, Septembre 2003).

DO LINH SAN E. (2003d). Biology, ecology and demographic parameters of a low density badger (*Meles meles*) population. Présentation orale pour la *Jahresversammlung 2003 der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde und der Schweizerischen Gesellschaft für Säugetierkunde* (Utzensdorf et Berne, Suisse, Septembre 2003).

DO LINH SAN E. (2003e). Annual pattern of den use by badgers (*Meles meles*) and red foxes (*Vulpes vulpes*) as revealed by the presence of field signs. Poster présenté à la *Jahresversammlung 2003 der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde und der Schweizerischen Gesellschaft für Säugetierkunde Jahres* (Utzensdorf et Berne, Suisse, Septembre 2003).

DO LINH SAN E., DIAZ H.J. & VILLAFAÑE Y. (2003c). Do badgers (*Meles meles*) choose sheltered sett sites for resting and breeding ? Poster présenté au *IVth European Congress of Mammalogy* (Brno, République Tchéque, Juillet-Août 2003).

DO LINH SAN E., DIAZ H.J., VILLAFAÑE Y. & ACEBES SAINZ L. (2003d). Differences between breeding and non-breeding dens in the Red fox (*Vulpes vulpes*). Poster présenté au *XXVIth Congress of the IUGB & Xth International Perdix Symposium* (Braga, Portugal, Septembre 2003).

10.3. CONFÉRENCES

Finalement, nous avons également présenté quelques conférences (basées en partie sur les résultats de ce travail de thèse) afin de mieux faire connaître le blaireau au grand public, aux naturalistes ainsi qu'aux biologistes de terrain:

- *Le blaireau*. Film et questions. WWF Jura, Juin 2000.
- *Le blaireau. Social ou asocial ? Telle est la question !* Conférence SSNPP (Société des Sciences Naturelles du Pays de Porrentruy), Octobre 2002.
- *Le blaireau, ou lorsque vivre en groupe ne rime pas forcément avec coopération !* Conférence GEPMA (Groupe d'Étude et de Protection des Mammifères d'Alsace), Septembre 2003.
- *La vie secrète du blaireau*. Conférence SVSN (Société Vaudoise des Sciences Naturelles), Octobre 2003.
- *Der Dachs. Biologische Grundkenntnisse und Forschungsergebnisse aus der Westschweiz*. Conférence ZGZ (Zoologische Gesellschaft Zürich), Novembre 2003.
- *Le blaireau. À social, social et demi*. Conférence COF (Cercle Ornithologique de Fribourg), Janvier 2004.
- *Le blaireau, terrassier de la nuit*. Conférence SIM (Société Industrielle de Mulhouse), Mars 2004.
- *Sur la piste des blaireaux: méthodes de recherche et résultats*. Conférence GEPMA (Groupe d'Étude et de Protection des Mammifères d'Alsace), Mars 2004.

11. Annexes

Annexe 1. Statistiques descriptives pour l'ensemble des terriers étudiés dans la Broye.

Variables[1]	n	Médiane	Moyenne	Écart-type	Erreur standard	Minimum	Maximum
1. Entrées	194	2.00	3.65	4.77	0.34	1	29
2. Longueur (m)	191	2.00	7.82	11.90	0.86	1	77
3. Largeur (m)	191	1.00	3.41	5.01	0.36	1	29
4. Surface (m^2)	191	2.00	73.67	187.59	13.57	1	1334
9. Inclinaison (%)	138	46.63	45.06	23.40	1.70	0	100
12. Arbres H	138	2.00	2.28	1.26	0.09	0	5
13. Arbustes H	138	1.00	1.20	0.72	0.05	0	4
14. Herbes H	138	1.00	1.17	0.50	0.04	0	3
15. Couverture H	138	5.00	4.66	1.87	0.14	0	8
16. Arbres P	138	3.50	3.02	1.60	0.12	0	5
17. Arbustes P	138	2.00	2.17	1.01	0.08	0	4
18. Herbes P	138	3.00	2.85	1.05	0.08	1	5
19. Couverture P	138	8.00	8.04	2.19	0.16	2	12
20. Lisière (m)	138	9.00	18.31	27.69	2.24	0	225
21. Route (m)	138	250.00	248.97	162.27	11.80	3	825
22. Chemin (m)	138	95.00	112.11	82.93	6.03	3	445
23. Habitation (m)	138	300.00	299.70	139.85	10.17	40	880
24. Maïs (m)	191	90.00	134.96	122.27	8.85	2	600
25. Blé (m)	191	90.00	110.44	87.04	6.30	0	490
26. Pré (m)	191	20.00	47.50	68.20	4.93	0	400

[1]Pour une question de place, la description des variables a dû être abrégée. Les numéros des variables correspondent à ceux du tableau 3.1 (p. 35). Les variables de type « nominal » ne sont pas présentées.

Annexe 2. Statistiques descriptives pour les terriers de blaireaux (TB) étudiés dans la Broye.

Variables[1]	n	Médiane	Moyenne	Écart-type	Erreur standard	Minimum	Maximum
1. Entrées	125	2.00	4.69	5.61	0.50	1	29
2. Longueur (m)	122	4.00	10.53	13.97	1.26	1	77
3. Largeur (m)	122	1.00	4.48	5.94	0.54	1	29
4. Surface (m^2)	122	5.00	110.78	226.38	20.50	1	1334
9. Inclinaison (%)	123	16.63	44.98	23.39	2.11	0.00	100.00
12. Arbres H	121	2.00	2.31	1.22	0.11	0	5
13. Arbustes H	121	1.00	1.20	0.73	0.07	0	4
14. Herbes H	121	1.00	1.13	0.43	0.04	0	3
15. Couverture H	121	5.00	4.64	1.77	0.16	0	8
16. Arbres P	123	4.00	3.15	1.62	0.15	0	5
17. Arbustes P	123	2.00	2.14	1.00	0.09	0	4
18. Herbes P	123	3.00	2.80	1.02	0.09	1	5
19. Couverture P	123	8.00	8.08	2.16	0.19	2	12
20. Lisière (m)	101	11.00	19.52	30.18	3.00	0	225
21. Route (m)	123	250.00	259.85	162.43	14.65	5	825
22. Chemin (m)	123	100.00	119.67	91.35	8.24	3	445
23. Habitation (m)	123	300.00	305.59	151.92	13.70	40	880
24. Maïs (m)	123	93.00	140.26	126.05	11.37	2	500
25. Blé (m)	123	90.00	107.96	87.98	7.93	0	450
26. Pré (m)	123	25.00	51.45	70.16	6.33	0	400

[1]Pour une question de place, la description des variables a dû être abrégée. Les numéros des variables correspondent à ceux du tableau 3.1 (p. 35). Les variables de type « nominal » ne sont pas présentées.

Annexe 3. Statistiques descriptives pour les terriers principaux de blaireaux (TPB) étudiés dans la Broye.

Variables[1]	n	Médiane	Moyenne	Écart-type	Erreur standard	Minimum	Maximum
1. Entrées	26	12.50	13.08	6.39	1.25	3	29
2. Longueur (m)	25	32.00	31.48	14.71	2.94	8	77
3. Largeur (m)	25	10.00	12.48	7.28	1.46	2	29
4. Surface (m^2)	25	306.00	423.32	324.73	64.95	32	1334
9. Inclinaison (%)	26	42.46	41.07	22.84	4.48	0.00	83.91
12. Arbres H	25	3.00	3.00	0.71	0.14	2	4
13. Arbustes H	25	1.00	1.36	0.76	0.15	1	4
14. Herbes H	25	1.00	1.04	0.20	0.04	1	2
15. Couverture H	25	5.00	5.40	1.04	0.21	4	8
16. Arbres P	26	4.00	3.92	0.80	0.16	2	5
17. Arbustes P	26	2.00	2.42	0.70	0.14	1	4
18. Herbes P	26	3.00	2.58	0.81	0.16	1	4
19. Couverture P	26	9.00	8.92	1.35	0.27	6	12
20. Lisière (m)	26	11.50	22.69	43.16	8.46	2	225
21. Route (m)	26	262.50	258.92	164.10	32.18	17	775
22. Chemin (m)	26	100.00	126.96	87.95	17.25	12	445
23. Habitation (m)	26	300.00	289.69	145.50	28.54	40	670
24. Maïs (m)	26	95.00	140.35	130.31	25.56	7	465
25. Blé (m)	26	99.50	128.31	102.47	20.10	12	450
26. Pré (m)	26	31.50	54.15	66.20	12.98	3	239

[1]Pour une question de place, la description des variables a dû être abrégée. Les numéros des variables correspondent à ceux du tableau 3.1 (p. 35). Les variables de type « nominal » ne sont pas présentées.

Annexe 4. Statistiques descriptives pour les terriers secondaires de blaireaux (TSB) étudiés dans la Broye.

Variables[1]	n	Médiane	Moyenne	Écart-type	Erreur standard	Minimum	Maximum
1. Entrées	99	2.00	2.48	2.42	0.24	1	16
2. Longueur (m)	97	2.00	5.13	6.94	0.70	1	38
3. Largeur (m)	97	1.00	2.41	3.19	0.32	1	20
4. Surface (m^2)	97	2.00	30.23	78.99	8.02	1	540
9. Inclinaison (%)	97	48.77	46.02	23.54	2.39	0.00	100.00
12. Arbres H	96	2.00	2.14	1.27	0.13	0	5
13. Arbustes H	96	1.00	1.16	0.72	0.07	0	3
14. Herbes H	96	1.00	1.16	0.47	0.05	0	3
15. Couverture H	96	5.00	4.45	1.87	0.19	0	8
16. Arbres P	97	4.00	2.94	1.72	0.17	0	5
17. Arbustes P	97	2.00	2.06	1.06	0.11	0	4
18. Herbes P	97	3.00	2.86	1.06	0.11	1	5
9. Couverture P	98	8.00	7.86	2.28	0.23	2	12
20. Lisière (m)	75	9.00	18.43	24.44	2.82	0	152
21. Route (m)	97	250.00	260.09	162.83	16.53	5	825
22. Chemin (m)	97	94.00	117.71	92.58	9.40	3	350
23. Habitation (m)	97	300.00	309.85	154.04	15.64	43	880
24. Maïs (m)	97	93.00	140.24	125.58	12.75	2	500
25. Blé (m)	97	90.00	102.51	83.42	8.47	0	370
26. Pré (m)	97	25.00	50.72	71.50	7.26	0	400

[1]Pour une question de place, la description des variables a dû être abrégée. Les numéros des variables correspondent à ceux du tableau 3.1 (p. 35). Les variables de type « nominal » ne sont pas présentées.

Annexe 5. Statistiques descriptives pour les terriers de renards (TR) étudiés dans la Broye.

Variables[1]	*n*	*Médiane*	*Moyenne*	*Écart-type*	*Erreur standard*	*Minimum*	*Maximum*
1. Entrées	170	2.00	3.95	5.02	0.38	1	29
2. Longueur (m)	168	3.00	8.63	12.46	0.96	1	77
3. Largeur (m)	168	1.00	3.73	5.27	0.41	1	29
4. Surface (m^2)	168	3.00	83.39	198.10	15.28	1	1334
9. Inclinaison (%)	168	44.52	44.15	23.64	1.82	0.00	100.00
12. Arbres H	166	2.00	2.20	1.26	0.09	0	5
13. Arbustes H	166	1.00	1.20	0.72	0.06	0	4
14. Herbes H	166	1.00	1.18	0.52	0.04	0	3
15. Couverture H	166	5.00	4.58	1.93	0.15	0	8
16. Arbres P	169	4.00	3.00	1.64	0.13	0	5
17. Arbustes P	169	2.00	2.17	1.03	0.08	0	4
18. Herbes P	169	3.00	2.86	1.01	0.08	1	5
19. Couverture P	169	8.00	8.02	2.24	0.17	2	12
20. Lisière (m)	133	10.00	18.11	27.13	2.35	0	225
21. Route (m)	169	240.00	245.39	163.98	12.61	3	825
22. Chemin (m)	169	100.00	114.31	84.37	6.49	3	445
23. Habitation (m)	169	302.00	308.18	140.63	10.82	40	880
24. Maïs (m)	169	90.00	137.45	126.74	9.75	2	600
25. Blé (m)	169	97.00	114.50	89.22	6.86	0	490
26. Pré (m)	169	22.00	48.73	70.34	5.41	0	400

[1]Pour une question de place, la description des variables a dû être abrégée. Les numéros des variables correspondent à ceux du tableau 3.1 (p. 35). Les variables de type « nominal » ne sont pas présentées.

Annexe 6. Statistiques descriptives pour les terriers principaux de renards (TPR) étudiés dans la Broye.

Variables[1]	n	Médiane	Moyenne	Écart-type	Erreur standard	Minimum	Maximum
1. Entrées	40	6.50	8.80	7.46	1.18	1	29
2. Longueur (m)	40	14.50	20.50	17.95	2.84	1	77
3. Largeur (m)	40	6.50	8.35	7.83	1.24	1	29
4. Surface (m^2)	40	110.50	261.50	322.66	51.02	1	1334
9. Inclinaison (%)	39	40.40	39.47	21.31	3.41	0.00	83.91
12. Arbres H	40	3.00	2.75	0.84	0.13	1	4
13. Arbustes H	40	1.00	1.35	0.62	0.09	1	4
14. Herbes H	40	1.00	1.12	0.33	0.05	1	2
15. Couverture H	40	5.00	5.23	1.03	0.16	3	8
16. Arbres P	40	4.00	3.83	1.20	0.19	0	5
17. Arbustes P	40	2.00	2.43	0.81	0.13	0	4
18. Herbes P	40	3.00	2.58	0.87	0.14	1	4
19. Couverture P	40	9.00	8.82	1.57	0.25	4	12
20. Lisière (m)	38	16.50	27.61	42.36	6.87	2	225
21. Route (m)	40	295.00	284.45	147.28	23.29	17	750
22. Chemin (m)	40	105.00	127.50	92.48	14.62	3	445
23. Habitation (m)	40	307.00	318.73	153.27	24.23	96	880
24. Maïs (m)	40	140.00	165.13	121.26	19.17	8	470
25. Blé (m)	40	100.00	131.15	101.95	16.12	9	450
26. Pré (m)	40	25.50	51.40	64.32	10.17	2	275

[1]Pour une question de place, la description des variables a dû être abrégée. Les numéros des variables correspondent à ceux du tableau 3.1 (p. 35). Les variables de type « nominal » ne sont pas présentées.

Annexe 7. Statistiques descriptives pour les terriers secondaires de renards (TSR) étudiés dans la Broye.

Variables[1]	n	Médiane	Moyenne	Écart-type	Erreur standard	Minimum	Maximum
1. Entrées	130	1.00	2.460	2.58	0.23	1	16
2. Longueur (m)	128	1.00	4.91	6.86	0.61	1	34
3. Largeur (m)	128	1.00	2.29	2.97	0.26	1	21
4. Surface (m^2)	128	1.00	27.73	80.75	7.14	1	693
9. Inclinaison (%)	129	46.63	45.60	24.20	2.13	0.00	100.00
12. Arbres H	126	2.00	2.03	1.33	0.12	0	5
13. Arbustes H	126	1.00	1.15	0.75	0.07	0	4
14. Herbes H	126	1.00	1.20	0.57	0.05	0	3
15. Couverture H	126	5.00	4.38	2.10	0.19	0	8
16. Arbres P	129	3.00	2.74	1.68	0.15	0	5
17. Arbustes P	129	2.00	2.09	1.08	0.09	0	4
18. Herbes P	129	3.00	2.95	1.03	0.09	1	5
19. Couverture P	129	8.00	7.78	2.37	0.21	2	12
20. Lisière (m)	95	8.00	14.31	16.63	1.71	0	100
21. Route (m)	129	230.00	233.28	167.50	14.75	3	825
22. Chemin (m)	129	92.00	110.22	81.65	7.19	7	350
23. Habitation (m)	129	302.00	304.91	136.94	12.06	40	737
24. Maïs (m)	129	76.00	128.87	127.62	11.24	2	600
25. Blé (m)	129	94.00	109.34	84.67	7.45	0	490
26. Pré (m)	129	17.00	47.91	72.32	6.37	0	400

[1]Pour une question de place, la description des variables a dû être abrégée. Les numéros des variables correspondent à ceux du tableau 3.1 (p. 35). Les variables de type « nominal » ne sont pas présentées.

Annexe 8. Statistiques descriptives pour les localisations aléatoires (comparaison avec les terriers) étudiées dans la Broye.

Variables[1]	n	Médiane	Moyenne	Écart-type	Erreur standard	Minimum	Maximum
9. Inclinaison (%)	150	1.75	6.38	13.00	1.06	0	78.13
12. Arbres H	150	0.00	0.69	1.14	0.09	0	5
13. Arbustes H	150	0.00	0.44	0.73	0.06	0	3
14. Herbes H	150	0.00	0.55	0.79	0.07	0	4
15. Couverture H	150	0.50	1.69	2.24	0.18	0	10
16. Arbres P	150	0.00	1.04	1.64	0.13	0	5
17. Arbustes P	150	0.00	0.91	1.30	0.11	0	5
18. Herbes P	150	3.00	2.73	1.91	0.16	0	5
19. Couverture P	150	5.00	4.67	3.41	0.28	0	12
20. Lisière (m)	150	16.00	53.00	80.15	20.69	0	250
21. Route (m)	150	227.50	283.18	256.48	21.08	3	1900
22. Chemin (m)	150	80.00	99.79	87.52	7.24	0	425
23. Habitation (m)	150	241.00	290.76	222.48	18.17	0	1200

[1]Pour une question de place, la description des variables a dû être abrégée. Les numéros des variables correspondent à ceux du tableau 3.1 (p. 35). Les variables de type « nominal » ne sont pas présentées.

Annexe 9. Statistiques descriptives pour l'ensemble des latrines étudiées dans la Broye.

Variables[1]	n	Médiane	Moyenne	Écart-type	Erreur standard	Minimum	Maximum
2. Herbes	43	2.00	1.56	0.59	0.09	1	3
3. Arbustes	43	2.00	1.88	0.70	0.11	1	3
4. Couverture	43	3.00	3.44	0.98	0.15	2	5
5. Terrier (m)	43	37.00	48.37	48.10	7.34	1	183
6. Coulée (m)	43	1.00	2.56	7.28	1.11	0	47
7. Lisière (m)	43	7.00	21.51	40.05	6.11	0	175
8. Chemin (m)	43	35.00	51.63	66.84	10.19	0	289
9. Minimum (m)	43	5.00	9.07	12.66	1.93	0	50
10. Somme (m)	43	63.00	79.14	71.47	10.90	0	325

[1]Pour une question de place, la description des variables a dû être abrégée. Les numéros des variables correspondent à ceux du tableau 3.4 (p. 43). La variable de type « nominal » n'est pas présentée.

Annexe 10. Statistiques descriptives pour les latrines (situées à moins de 50 m des terriers) étudiées dans la Broye.

Variables[1]	n	Médiane	Moyenne	Écart-type	Erreur standard	Minimum	Maximum
2. Herbes	28	1.00	1.46	0.51	0.09	1	2
3. Arbustes	28	2.00	1.89	0.74	0.14	1	3
4. Couverture	28	3.00	3.36	1.06	0.20	2	5
5. Terrier (m)	28	14.00	19.57	15.42	2.91	1	49
6. Coulée (m)	28	0.00	1.29	2.14	0.40	0	9
7. Lisière (m)	28	8.50	28.54	47.31	8.94	0	175
8. Chemin (m)	28	50.50	67.71	73.89	13.96	1	289
9. Minimum (m)	28	7.00	10.71	12.54	2.37	0	48
10. Somme (m)	28	69.50	96.25	75.99	14.36	1	325

[1]Pour une question de place, la description des variables a dû être abrégée. Les numéros des variables correspondent à ceux du tableau 3.4 (p. 43). La variable de type « nominal » n'est pas présentée.

Annexe 11. Statistiques descriptives pour les localisations aléatoires (comparaison avec les latrines) étudiées dans la Broye.

Variables[1]	n	Médiane	Moyenne	Écart-type	Erreur standard	Minimum	Maximum
2. Herbes	160	1.00	1.49	1.42	0.11	0	14
3. Arbustes	160	1.00	1.19	1.17	0.09	0	5
4. Couverture	160	3.00	2.68	1.86	0.15	0	14
5. Terrier (m)	160	34.50	31.37	13.80	1.09	0	50
6. Coulée (m)	160	7.00	11.41	10.68	0.84	0	43
7. Lisière (m)	160	20.00	32.36	40.55	3.21	0	231
8. Chemin (m)	160	45.00	74.63	76.24	6.03	0	294
9. Minimum (m)	160	14.00	17.18	15.60	1.23	0	92
10. Somme (m)	160	83.50	106.99	77.07	6.09	2	309

[1]Pour une question de place, la description des variables a dû être abrégée. Les numéros des variables correspondent à ceux du tableau 3.4 (p. 43). La variable de type « nominal » n'est pas présentée.

Annexe 12. Statistiques descriptives pour les caractéristiques morphopondérales des cadavres et des blaireaux piégés adultes/subadultes dans la Broye.

Variables[1]	*n*	*Médiane*	*Moyenne*	Écart-type	Erreur standard	*Minimum*	*Maximum*
1. Poids	190	11.58	12.04	2.27	0.17	7.20	20.4
2. LC	176	81.0	80.68	4.00	0.30	70.0	92.0
3. LQO	176	16.0	16.01	1.70	0.13	11.00	21.0
4. LQP	175	21.50	21.47	2.08	0.16	15.0	26.5
5. CC	175	30.50	30.67	2.07	0.16	26.0	38.0
6. HO1	171	40.0	39.43	3.91	0.30	30	47
7. HO2	106	42.00	41.30	3.23	0.31	33	48
8. LEAG	161	45.00	44.88	3.11	0.25	35	53
9. EAG	174	71.00	71.15	3.80	0.29	59	82
10. LPAG	174	81.00	80.38	3.84	0.29	67	89
11. LPAGG	174	98.00	97.88	4.57	0.35	82	108
12. GAG	174	18.00	17.50	2.95	0.22	8	25
13. LEAD	160	45.00	44.75	2.87	0.23	38	52
14. EAD	173	71.00	71.14	3.77	0.29	57	81
15. LPAD	173	81.00	80.76	3.83	029	68	91
16. LPAGD	173	98.00	97.92	4.73	0.36	82	110
17. GAD	173	17.00	17.16	3.25	0.25	8	27
18. LEPG	160	41.00	40.42	3.31	0.26	33	50
19. EPG	162	72.00	71.49	4.18	0.33	57	84
20. LPPG	173	110.00	109.32	4.32	0.33	93	120
21. LPPGG	172	117.00	116.83	4.74	0.36	99	127
22. GPG	172	7.00	7.47	2.09	0.16	3	16
23. LEPD	159	40.00	40.14	3.23	0.26	27	48
24. EPD	161	72.00	72.19	4.39	0.35	61	87
25. LPPD	172	111.00	110.30	4.42	0.34	98	121
26. LPPGD	172	118.00	117.53	4.87	0.37	105	128
27. GPD	172	7.00	7.23	1.86	0.14	3	13

[1]La description des variables considérées se trouve dans le tableau 4.1, p. 108.

Annexe 13. Statistiques descriptives pour les caractéristiques morphopondérales des cadavres et des blaireaux mâles adultes/subadultes piégés dans la Broye.

Variables[1]	n	Médiane	Moyenne	Écart-type	Erreur standard	Minimum	Maximum
1. Poids	86	12.68	12.63	2.19	0.24	7.20	19.35
2. LC	83	82.50	82.46	3.22	0.35	71.5	90.0
3. LQO	83	16.00	15.65	1.57	0.17	11.0	19.5
4. LQP	82	21.50	21.18	2.08	0.23	15.0	25.5
5. CC	82	31.0	31.18	2.03	0.22	26.5	36.0
6. HO1	82	38.00	38.24	3.78	0.42	31	46
7. HO2	49	41.00	40.82	3.34	0.48	33	48
8. LEAG	79	46.00	46.14	2.49	0.28	41	53
9. EAG	84	72.00	72.06	3.94	0.43	62	82
10. LPAG	84	82.00	81.42	3.66	0.40	71	88
11. LPAGG	84	99.00	98.93	4.23	0.46	85	108
12. GAG	84	18.00	17.51	2.90	0.32	8	24
13. LEAD	78	46.00	46.24	2.16	0.24	40	51
14. EAD	83	72.00	72.14	3.51	0.39	63	81
15. LPAD	83	82.00	81.94	3.50	0.38	72	91
16. LPAGD	83	99.00	98.77	4.44	0.49	84	107
17. GAD	83	17.00	16.83	3.19	0.35	8	27
18. LEPG	78	42.00	41.42	2.81	0.32	33	46
19. EPG	78	72.00	72.65	3.92	0.44	62	84
20. LPPG	83	111.00	110.94	4.11	0.45	102	120
21. LPPGG	82	119.00	118.98	4.02	0.44	106	127
22. GPG	82	8.00	7.93	2.10	0.23	4	16
23. LEPD	77	42.00	41.17	2.62	0.30	34	47
24. EPD	77	74.00	73.96	4.31	0.49	65	87
25. LPPD	82	112.50	112.38	3.79	0.42	102	121
26. LPPGD	82	120.00	119.78	4.09	0.45	107	128
27. GPD	82	7.00	7.40	1.78	0.20	4	13

[1]La description des variables considérées se trouve dans le tableau 4.1, p. 108.

Annexe 14. Statistiques descriptives pour les caractéristiques morphopondérales des cadavres et des blaireaux femelles adultes/subadultes piégées dans la Broye.

Variables[1]	n	Médiane	Moyenne	Écart-type	Erreur standard	Minimum	Maximum
1. Poids	103	11.05	11.58	2.23	0.22	7.8	20.4
2. LC	93	79.00	79.09	3.97	0.41	70.0	92.0
3. LQO	93	16.00	16.34	1.75	0.18	13.0	21.0
4. LQP	93	22.00	21.72	2.05	0.21	16.5	26.5
5. CC	93	30.00	30.21	2.01	0.21	26.0	38.0
6. HO1	89	41.00	40.53	3.72	0.39	30	47
7. HO2	57	43.00	41.72	3.10	0.41	35	48
8. LEAG	81	44.00	43.68	3.19	0.35	35	51
9. EAG	89	71.00	70.29	3.50	0.37	59	79
10. LPAG	89	80.00	79.42	3.80	0.40	67	89
11. LPAGG	89	96.00	96.84	4.68	0.50	82	108
12. GAG	89	18.00	17.43	2.98	0.32	8	25
13. LEAD	81	44.00	43.3	2.77	0.31	38	52
14. EAD	89	70.00	70.18	3.78	0.40	57	78
15. LPAD	89	80.00	79.63	3.80	0.40	68	87
16. LPAGD	89	97.00	97.06	4.83	0.51	82	110
17. GAD	89	17.00	17.43	3.29	0.35	9	26
18. LEPG	81	39.00	39.49	3.48	0.39	33	50
19. EPG	83	71.00	70.40	4.17	0.46	57	83
20. LPPG	89	108.00	107.79	3.97	0.42	93	116
21. LPPGG	89	115.00	114.80	4.47	0.47	99	127
22. GPG	89	7.00	7.01	1.98	0.21	3	13
23. LEPD	81	39.00	39.17	3.48	0.39	27	48
24. EPD	83	71.00	70.52	3.82	0.42	61	81
25. LPPD	89	10.900	108.35	4.09	0.43	98	118
26. LPPGD	89	115.00	115.40	4.60	0.49	105	127
27. GPD	89	7.00	7.06	1.93	0.20	3	13

[1]La description des variables considérées se trouve dans le tableau 4.1, p. 108.

Annexe 15. Statistiques descriptives pour les caractéristiques morphopondérales des cadavres et des blaireaux adultes piégées dans la Broye.

Variables[1]	n	Médiane	Moyenne	Écart-type	Erreur standard	Minimum	Maximum
1. Poids	142	11.83	12.30	2.26	0.19	7.2	20.4
2. LC	135	81.00	80.88	3.97	0.34	71.5	92
3. LQO	134	16.00	15.99	1.71	0.14	11	21
4. LQP	133	22.00	21.78	1.95	0.16	16	26
5. CC	134	31.00	30.85	2.03	0.17	26.5	38
6. HO1	131	39.00	39.12	3.96	0.35	30	47
7. HO2	93	41.00	41.26	3.24	0.34	33	48
8. LEAG	133	45.00	45.01	3.13	0.27	35	53
9. EAG	134	71.00	71.31	3.37	0.29	63	82
10. LPAG	134	81.00	80.68	3.57	0.31	71	89
11. LPAGG	134	98.00	98.31	4.19	0.36	85	108
12. GAG	134	18.00	17.63	2.93	0.25	8	25
13. LEAD	132	45.00	44.94	2.86	0.25	38	52
14. EAD	133	71.00	71.23	3.30	0.29	61	79
15. LPAD	133	91.00	91.11	3.55	0.31	72	91
16. LPAGD	133	98.00	98.26	4.47	0.39	84	110
17. GAD	133	17.00	17.14	3.32	0.29	8	27
18. LEPG	132	41.00	40.67	3.37	0.29	33	50
19. EPG	132	72.00	71.80	4.08	0.36	60	84
20. LPPG	133	110.00	109.82	3.96	0.34	99	119
21. LPPGG	132	118.00	117.58	4.29	0.37	105	127
22. GPG	132	7.00	7.70	2.16	0.19	3	16
23. LEPD	131	41.00	40.39	3.33	0.29	27	48
24. EPD	131	72.00	72.50	4.21	0.37	63	87
25. LPPD	132	111.00	110.98	4.07	0.35	102	121
26. LPPGD	132	119.00	118.31	4.56	0.40	106	128
27. GPD	132	7.00	7.33	1.95	0.17	3	13

[1]La description des variables considérées se trouve dans le tableau 4.1, p. 108.

Annexe 16. Statistiques descriptives pour les caractéristiques morphopondérales des cadavres et des blaireaux subadultes piégés dans la Broye.

Variables[1]	n	Médiane	Moyenne	Écart-type	Erreur standard	Minimum	Maximum
1. Poids	24	10.45	10.81	2.24	0.45	7.7	12.25
2. LC	20	79.25	79.42	4.61	1.03	70	88
3. LQO	20	15.75	16.17	1.75	0.39	13	19.5
4. LQP	20	21.25	20.85	2.51	0.56	15	25
5. CC	20	30.00	29.28	2.05	0.46	26	33
6. HO1	20	40.00	39.85	3.88	0.87	32	46
7. HO2	12	42.50	41.42	3.34	0.96	36	46
8. LEAG	18	44.00	44.78	3.28	0.77	39	51
9. EAG	19	70.00	69.71	6.15	1.41	59	79
10. LPAG	19	80.00	78.53	4.99	1.15	97	86
11. LPAGG	19	96.00	95.8	6.01	1.38	82	106
12. GAG	19	17.00	17.16	3.80	0.87	11	24
13. LEAD	18	44.50	43.94	3.30	0.78	38	50
14. EAD	19	69.00	69.11	6.01	1.38	57	81
15. LPAD	19	79.00	78.47	5.33	1.22	68	87
16. LPAGD	19	97.00	95.84	6.11	1.40	82	106
17. GAD	19	17.00	17.37	3.52	0.81	10	24
18. LEPG	18	40.00	39.94	2.94	0.69	34	46
19. EPG	18	71.00	69.89	5.27	1.24	57	80
20. LPPG	19	107.00	107.26	5.47	1.25	93	118
21. LPPGG	19	115.00	113.74	5.72	1.31	99	125
22. GPG	19	6.00	6.47	1.47	0.34	4	9
23. LEPD	18	39.50	39.50	2.64	0.62	34	43
24. EPD	18	71.00	70.56	6.00	1.41	61	81
25. LPPD	19	108.00	107.79	5.18	1.19	98	116
26. LPPGD	19	114.00	144.47	5.19	1.19	105	123
27. GPD	19	7.00	6.68	1.60	0.37	4	10

[1]La description des variables considérées se trouve dans le tableau 4.1, p. 108.

Annexe 17. Statistiques descriptives pour les caractéristiques crâniométriques des blaireaux adultes/subadultes dans la Broye.

Variables[1]	n	Médiane	Moyenne	Écart-type	Erreur standard	Minimum	Maximum
1. LCB	104	133.95	134.12	3.25	0.32	121.44	140.82
2. LBZ	111	82.05	82.37	3.72	0.35	74.25	91.04
3. RLALO	104	0.61	0.62	0.02	0.002	0.56	0.68
4. LINFO	122	31.67	31.60	1.32	0.12	27.00	35.63
5. LINTRO	120	36.02	36.04	2.13	0.12	28.52	40.88
6. LPOSTO	112	23.82	23.66	1.48	0.14	19.05	26.05
7. RPOSTINT	109	0.65	0.66	0.05	0.005	0.52	0.90
8. LMAND	145	92.17	91.97	3.02	0.25	78.22	98.59
9. HMAND	146	38.33	38.40	1.95	0.16	29.54	42.86
10. LBC	108	52.54	52.45	1.31	0.12	48.87	55.02
11. HC	101	56.12	56.27	2.58	0.25	48.29	63.37
12. LP	119	74.52	74.28	2.33	0.21	66.53	79.54
13. HCS	119	9.96	10.00	1.80	0.16	5.23	14.68

[1]La description des variables considérées se trouve dans le tableau 4.2, p. 109.

Annexe 18. Statistiques descriptives pour les caractéristiques crâniométriques des blaireaux mâles adultes/subadultes dans la Broye.

Variables[1]	n	Médiane	Moyenne	Écart-type	Erreur standard	Minimum	Maximum
1. LCB	51	135.47	135.53	3.00	0.42	127.23	140.82
2. LBZ	52	84.65	84.27	3.30	0.45	76.39*	91.04
3. RLALO	51	0.62	0.63	0.02	0.003	0.57	0.68
4. LINFO	57	32.03	32.05	1.20	0.15	29.57	35.63
5. LINTRO	55	36.13	36.52	1.97	0.26	32.93	40.88
6. LPOSTO	51	24.15	23.88	1.50	021	19.05	26.94
7. RPOSTINT	49	0.66	0.65	0.04	0.005	0.52	0.74
8. LMAND	70	93.58	93.64	2.38	0.28	86.74	98.59
9. HMAND	71	39.46	39.24	1.74	0.20	35.43	42.86
10. LBC	52	53.04	53.11	1.14	0.15	50.16	55.02
11. HC	48	56.98	57.22	2.37	0.34	52.39	63.37
12. LP	57	75.42	75.20	2.05	0.27	69.12	78.89
13. HCS	54	10.39	10.35	1.82	0.24	5.23	14.38

[1]La description des variables considérées se trouve dans le tableau 4.2, p. 109.

Annexe 19. Statistiques descriptives pour les caractéristiques crâniométriques des blaireaux femelles adultes/subadultes dans la Broye.

Variables[1]	n	Médiane	Moyenne	Écart-type	Erreur standard	Minimum	Maximum
1. LCB	49	133.17	132.53	2.85	0.40	121.44	137.67
2. LBZ	54	80.48	80.28	2.93	0.39	74.25	87.24
3. RLALO	49	0.61	0.60	0.02	0.003	0.56	0.65
4. LINFO	61	31.35	31.19	1.33	0.17	27.00	33.79
5. LINTRO	61	35.84	35.56	2.18	0.28	28.52	40.60
6. LPOSTO	57	23.66	23.45	1.48	0.19	19.30	26.28
7. RPOSTINT	56	0.65	0.66	0.05	0.007	0.54	0.90
8. LMAND	75	90.63	90.40	2.72	0.31	78.22	95.56
9. HMAND	75	37.65	37.59	1.81	0.20	29.54	41.35
10. LBC	52	51.77	51.74	1.11	0.15	48.87	54.13
11. HC	49	55.62	55.37	2.45	0.35	48.29	61.29
12. LP	58	73.60	73.33	2.22	0.29	66.53	79.54
13. HCS	61	9.69	9.60	1.67	0.21	6.17	12.82

[1]La description des variables considérées se trouve dans le tableau 4.2, p. 109.

Achevé d'imprimer sur les presses de l'Imprimerie H. Messeiller à Neuchâtel (Suisse) en octobre 2004. Tiré à 150 exemplaires.